Yellow
9 5/8 x 6 1/4.

Af44

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

SHOUT
SHARE
IT

yellow
9 5/8 x 6 1/4

QK1
R44
1922
v 34

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME TRENTE-QUATRIÈME

B. 4. 53

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1922

MISSOURI BOTANICAL
RECEIVED
OCT 1 1923
GARDEN LIBRARY

LES EUPHORBIÉES
DES
ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

par M. Marcel DENIS

INTRODUCTION

Sans en connaître la nature spécifique, les premiers voyageurs qui explorèrent Madagascar avaient déjà remarqué des plantes charnues et des arbustes cactiformes qu'il est très vraisemblable de rapporter à des Euphorbes [72]. Dans les ouvrages de de Bry et de Lodewijcksz qui contiennent le récit des expéditions que Linschot (1583) et Cornélis de Houtman (1595) entreprirent à Madagascar, on trouve même la représentation de formes épineuses qui étaient déjà appelées, à cette époque, par les indigènes, Songo-Songo : nom qui est encore employé pour désigner l'*Euphorbia splendens*. En 1610, Nicolas Dounton nous raconte dans ses relations, qu'à l'entour de la baie de St- Augustin où son vaisseau fit escale, ses marins découvrirent des arbres aussi résineux que le « sapin jaune ». Ce que nous savons de la flore de cette région nous autorise à croire que ces arbres remarquables étaient simplement des Euphorbes arborescentes et charnues riches en latex (*E. Laro, E. stenoclada*) communément répandues dans tout le Sud-Ouest de l'Ile où on les retrouve encore.

A cette connaissance superficielle de quelques types remarquables, Lamarck substitua, vers la fin du XVIII^{e} siècle, les premières données scientifiques. Depuis l'époque où l'illustre naturaliste donnait, dans l'Encyclopédie, la description des espèces recueillies par Commerson, de nombreux travaux descriptifs, d'importance diverse, se sont échelonnés jusqu'en ces derniers temps. Ce furent d'abord les notes de Des Moulins et de Bojer, puis celles de Lemaire, qui nous firent connaître les Euphorbes introduites de Madagascar en Europe à cause de leur valeur horticole. Les espèces de pur intérêt scientifique qu'on avait reçues de Bouton, de Du Petit Thouars, Boivin et Richard ne furent décrites seulement qu'en 1862 par Boissier à la suite du travail de révision des Euphorbes qu'il entreprit pour la rédaction du livre XV du Prodrome. Les nombreux envois de Humblot, Hildebrandt, Baron et Grandidier fournirent plus tard à Baillon, en 1886, des types nouveaux et intéressants. A la même époque, en Angleterre, Baker étudiait de son côté les plantes recueillies par le Rev. Baron. Jusqu'au début du XX^e siècle, le Muséum de Paris reçut de G. Grandidier, Alluaud, Decorse et Perrier de la Bathie des matériaux qu'utilisa Drake del Castillo pour rédiger quelques diagnoses d'espèces nouvelles. Les plus récents travaux descriptifs sont ceux de Costantin et Gallaud, Jumelle, Poisson. En 1905, Costantin et Gallaud essayèrent de réunir en un tableau dichotomique toutes les espèces qui étaient connues à leur époque. Depuis quinze ans, les collecteurs ont recueilli beaucoup d'échantillons qui ne peuvent rentrer dans les cadres spécifiques acceptés par ces auteurs, et l'opportunité d'une révision se justifie de plus en plus. D'ailleurs, dans l'ensemble, les Euphorbiées de Madagascar ne sont connues que d'après des descriptions incomplètes, plus ou moins comparables ou de valeur très différente. Ceci est dû aussi bien à l'inégale compétence des systématiciens qu'à l'insuffisance des matériaux pris comme échantillons-types.

J'ai eu la bonne fortune de trouver dans M. Perrier de la Bathie un collaborateur précieux. Grâce à ses échantillons toujours complets et nombreux, accompagnés de notes dont l'intérêt est si apprécié de tous ceux qui s'occupent de la flore malgache, j'ai pu entreprendre la révision de toutes les plantes qui avaient été décrites jusqu'ici et donner la diagnose d'un certain nombre d'espèces constituant certainement des types bien tranchés et nouveaux. Je me suis efforcé de compléter, en les rendant comparables, les descriptions de toutes les espèces connues refaites sur les échantillons-types. Tout en reconnaissant les formes diverses que présentent les Euphorbiées malgaches, je m'en suis tenu à une notion large de l'espèce : la seule qu'il soit possible d'accepter en systématique descriptive surtout quand il s'agit de plantes exotiques. Je n'ai pas cru devoir négliger, même dans une étude de classification, les faits qui n'avaient qu'un intérêt biologique pur. J'ai au contraire insisté sur tout ce qui était variation individuelle et polymorphisme dû au milieu.

Quelle aide peut-on attendre de l'anatomie, dans la distinction des espèces d'Euphorbiées ? On a beaucoup insisté sur l'intérêt général que présente la méthode anatomique en discrimination spécifique.

Dans ces Euphorbiées, peut-on distinguer les espèces par les seuls caractères anatomiques ?

En dehors des aspects systématique et biologique de la question des Euphorbiées malgaches restait le problème de leur origine. Qu'on m'excuse de n'avoir qu'ébauché le schéma de l'évolution du groupe dans les Iles Australes d'Afrique. Lorsque les arguments ontogéniques manquent pour étayer une conception phylogénique, les résultats ont moins de sécurité et ne peuvent être considérés que comme préliminaires.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum et au Laboratoire des Travaux pratiques de Botanique du P. C.,N. dirigé par M. Chauveaud.

J'ai trouvé un aimable accueil auprès de MM. Lecomte et Bois, professeurs au Muséum. Qu'ils me permettent de leur adresser ma respectueuse reconnaissance. M. Gaston Bonnier, professeur à la Sorbonne, s'est toujours intéressé à mon travail. Je l'en remercie bien sincèrement. Il m'est aussi très agréable de remercier mon ami M. Viguier, professeur à la Faculté des Sciences de Caen pour l'aide affectueuse et les conseils qu'il m'a constamment donnés. Je prie tous ceux qui m'ont aidé à un titre quelconque de bien vouloir accepter mes remerciements : MM. Danguy, Jeanpert, Guillaumin, Poisson, de Paris, M. Lortet, de Caen, M. Rendle, de Londres et M. N. E. Brown, de Kew, qui ont été aimablement empressés à me fournir des renseignements ou des matériaux, mon ami M. Humbert, préparateur à la Faculté des Sciences de Clermont, qui s'est chargé pour moi de quelques révisions dans l'herbier de Kew, Mlle T. Perrier de la Bathie qui a bien voulu dessiner une partie des figures qui illustrent ce travail.

J'ai consulté les différents herbiers de Paris et de Caen et j'ai eu en main tous les échantillons types à quelques exceptions près, mais je n'aurais jamais songé à entreprendre la révision qui constitue cette thèse si je n'avais pas eu des matériaux nouveaux et complets. Je les dois à M. Perrier de la Bathie. Ses nombreux envois et les ressources insoupçonnées de son herbier complétées par des notes si suggestives, constituent une documentation dont j'ai largement profité. Je prie M. Perrier de la Bathie de bien vouloir accepter ici l'hommage de ma très vive reconnaissance.

Le plan général de ce travail est le suivant :

A) SYSTÉMATIQUE

- I. *Anthostema.*
- II. *Euphorbia.*
  - 1. Généralités et Subdivisions.
  - 2. Morphologie générale des Euphorbes malgaches. Caractères de classification.
  - 3. Classification des Euphorbes malgaches.
- III. Genre exclu : *Pedilanthus.*

B) RÉPARTITION

C) AFFINITÉS ET ÉVOLUTION

CONCLUSIONS

PREMIÈRE PARTIE

SYSTÉMATIQUE

La constitution du groupe des Euphorbiées est tout entière liée à la conception actuelle du cyathium. Lorsque la nature de cet organe a été éclaircie d'une manière définitive chez les Euphorbes, on a pu réunir en tribu des genres qui offraient dans leur système floral un ensemble très grand de points communs.

Les Euphorbiées, c'est-à-dire les Euphorbiacées à cyathium, sont représentées à Madagascar par les genres *Anthostema* et *Euphorbia*. Le genre *Synadenium* a été introduit à la Réunion et c'est par erreur que tous les auteurs, à la suite de Baker, ont signalé la présence du genre *Pedilanthus* à Madagascar (v. p. 00).

Voici comment les deux genres d'Euphorbiées malgaches peuvent se distinguer.

A Fleur femelle excentrique, non renfermée dans le même involucre que les fleurs mâles. Cyathium ouvert, à 4 bractées. 5 glandes internes, larges, aplaties en écusson et divisant le cyathium en 4 loges où se trouvent les faisceaux mâles. 4 faisceaux de fleurs mâles. Fleurs mâles et femelles toujours pourvues d'un calice au niveau de l'articulation . Amas de fibres supra-libériennes dans la feuille. . . . . *ANTHOSTEMA*

p. 10

Δ Fleur femelle centrique renfermée dans le même involucre que les fleurs mâles. Cyathium fermé, à 5 bractées ou plus. 1-8 glandes externes au cyathium. 5 faisceaux de fleurs mâles. Fleurs mâles et femelles le plus souvent sans calice. Pas de fibres supra-libériennes dans la feuille. . . . . *EUPHORBIA*
p. 12

I. *ANTHOSTEMA* A. de Juss.

1824, A. de Jussieu (84). — 1836-1840, Endlicher (62). — 1858, H. Baillon (4). — 1874, id. (6). — 1862, E. Boissier (27). — 1880, G. Bentham et J.-D. Hooker (22). — 1896, F. Pax (108). — 1919, F. Pax et K. Rosenthal (111).

Cyathium à 4 bractées, ouvert, à symétrie bilatérale. 5 glandes internes en écusson partageant le cyathium en 4 loges où se trouvent les 4 cymes mâles. Involucre général ne renfermant que les fleurs mâles, la fleur femelle latérale. 4 cymes mâles à involucre distinct. Fleurs mâles réduites à une étamine articulée sur un pédicelle et présentant au point d'articulation un calice rudimentaire, gamosépale, à 3-6 dents inégales. Fleur femelle excentrique, à calice gamosépale à 3-5 dents. Ovaire sessile triloculaire. Styles libres au sommet. Ovule solitaire dans chaque loge. Capsule tricoque. Graine caronculée.

Espèces arborescentes à latex, à feuilles entières, coriaces, glabres, alternes.

Afrique tropicale et Madagascar.

Les 3 espèces d'*Anthostema* actuellement connues, sont très voisines comme morphologie externe et comme structure. On peut les distinguer de la façon suivante :

Δ Feuilles acuminées au sommet.

○ Feuilles à bords incurvés non parallèles.

A. senegalense A. de Juss.

○ Feuilles à bords longuement parallèles.
A. Aubryanum H. Bn.

△ Feuilles très largement arrondies au sommet.
A. madagascariense H. Bn.

Au point de vue anatomique, la principale caractéristique du genre *Anthostema* c'est, comme l'a montré Gaucher [67], la présence d'un « péricycle fibreux » dans la feuille.

1. *Anthostema madagascariense* H. Bn.

Anthostema madagascariense, 1858, H. Baillon (3) (4). — 1862, E. Boissier (27). — 1880, G. Bentham et J. D. Hooker (22). — 1896, F. Pax (108). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — Grandidier, planche 204* (71).

Arbre ou arbrisseau à latex. Feuilles alternes à limbe obovale, coriace, glabre, lisse et brillant en dessus, de 5-9 × 1,5-5 à bords entiers et révolutés. Pétiole très court. Cyathiums en petites cymes axillaires ; caractères du cyathium (voir au genre). Fruit et graine inconnus.

Madagascar. *sin. loc.* du Petit-Thouars !

La structure interne des 3 *Anthostema* est très homogène, on ne peut distinguer anatomiquement ces espèces les unes des autres.

II. *EUPHORBIA* L.

1762, C. Linné (93). — 1786, Lamarck (86). — 1824, A. de Jussieu (84). — 1836-1840, Endlicher (62). — 1858, H. Baillon (3). — 1874, id. (6). — 1862, E. Boissier (27). — 1880, G. Bentham et J. D. Hooker (22). — 1896, F. Pax (108). — 1919, F. Pax et K. Rosenthal (111).

Cyathium à 5 bractées ou plus, soudées en coupe fermée, à symétrie axiale. 1-8 glandes externes visibles extérieurement, pourvues ou non d'appendices. Involucre général renfermant à la fois les fleurs mâles et femelles ou plus rarement unisexué par avortement. 5 cymes mâles à involucre plus ou moins développé ou nul. Fleurs mâles réduites à une étamine articulée sur un pédicelle, sans périanthe ou pourvues d'écailles à l'articulation. Fleur femelle centrique sans périanthe ou à pièces très courtes. Ovaire sessile triloculaire (très exceptionnellement 2-loculaire). Styles distincts au moins au sommet lequel est entier, bilobé ou bifide. Ovule solitaire dans chaque loge. Capsule le plus généralement tricoque, lisse ou ornée, glabre ou velue, le plus souvent entièrement sèche. Graine lisse ou ornée, avec ou sans caroncule.

Herbes, buissons ou arbres, inermes ou épineux, parfois charnus, possédant toujours du latex dans des laticifères vrais.

Toute la terre, sauf les régions arctiques.

I. GÉNÉRALITÉS ET SUBDIVISIONS

Le genre *Euphorbia*, très riche en espèces, a été tantôt subdivisé en genres distincts tantôt simplement découpé en sections. Il est nécessaire de s'arrêter un instant sur ce morcellement. Malgré les multiples aspects que présentent les Euphorbes, Linné n'avait pas fragmenté ce genre si constant dans son ensemble, au point de vue floral. C'est Necker (100) qui, le premier, en 1790, scinda en autant de genres (*Euphorbia, Keraselma, Athymalus, Tithymalus, Chamæsyce, Lathyris, Peplus, Peplis*) l'ancien *Euphorbia* linnéen à son gré trop compréhensif. De ces genres nouveaux il rapprocha son *Pedilanthus* à cyathium zygomorphe, simple synonyme du *Tithymaloides* de Tournefort (139).

Haworth (73), dans son Synopsis, suivit l'innovation de Necker, mais il fit une autre coupure générique basée sur des carctères différents et créa les genres : *Euphorbia, Treisia, Dactylanthes, Medusea, Tithymalus, Galarhœus, Esula, Anisophyllum*. De plus, ignorant le *Pedilanthus* de Necker, il établit le nouveau nom de *Crepidaria*.

Aucun des botanistes postérieurs à Haworth n'admit ces nouveaux noms pour des genres distincts, mais ceux qui subdivisèrent le genre *Euphorbia* s'efforcèrent de faire coïncider leurs divisions avec les diagnoses génériques de Necker ou de Haworth (1). Ainsi Baillon découpa le genre linnéen en groupes qui correspondent à peu près à l'ancien morcellement générique d'Haworth. Klotzsch (85) distingua les *Anisophyllæ* et les *Tithymalæ* dans le genre *Euphorbia*. Les *Anisophyllæ* se divisent de la façon suivante : *Anisophyllum* Haw., *Alectoroctonum* von Schlecht., *Trichosterigma* Kl. et Gke., *Eumecanthus* id., *Tithymalopsis* id., *Dichrophyllum* id., *Leptopus* id., *Adenopetalum* id.. Les *Tithymalæ* se scindent en 7 sections : *Euphorbia* L., *Medusea* Kl. et Gke., (= *Medusea et Dactylanthes* Haw.), *Arthrothamnus* Kl. et Gke., *Tithymalus* Scop., *Sterigmanthe* Kl. et Gke., *Euphorbiastrum* Kl. et Gke., *Poinsettia* Graham.

La distinction de ces 15 sections ne suffit pas à Boissier : cet auteur en établit 11 nouvelles ce qui porta à 26 le nombre des subdivisions du grand genre (1) : Anisophyllum, *Zygophyllidium*, *Cyttarospermum*, Dichilium, Alectoroctonum, Petaloma, *Crossadenia*, *Stachydium*, Tithymalopsis, Tricherostigma, *Portulacastrum*, *Cheirolepidium*, *Eremophyton*, *Nummulariopsis*, Poinsettia, Arthrothamnus, *Caulanthium*, Goniostema, Diacanthium, Euphorbium, *Rhizanthium*, Tirucalli, Lyciopsis, Pseudacalypha, Euphorbiastrum, Tithymalus, Calycopeplus. Cette subdivision fut adoptée sans changement par le même auteur, dans ses *Icones Euphorbiarum* (28).

---

(1) Je n'insiste pas sur les noms nouveaux créés avec facilité par Rafinesque. Cet auteur se montrait partisan de la subdivision du genre *Euphorbia* en genres distincts.

A vrai dire, rien n'est plus artificiel que le sectionnement de Boissier. Beaucoup d'auteurs : Bentham et Hooker (22), Nicotra (101) etc., ont critiqué cette subdivision mais il ne s'est trouvé personne pour la remplacer. Bien plus, on s'est toujours servi et on se sert encore des cadres de Boissier faute de mieux. On doit rendre hommage à Bentham et Hooker (22) d'avoir, avec beaucoup d'à propos, réduit à 6 le nombre des sections du Prodrome et d'y avoir incorporé, comme sous-divisions, certaines autres sections de Boissier. Depuis le *Genera Plantarum*, le seul travail d'ensemble que l'on puisse citer sur les Euphorbiées, est celui que Pax a publé dans les *Pflanzenfamilien* d'Engler (108) (2). L'effort que le monographe allemand a tenté, pour rétablir dans les cadres de Bentham et Hooker toutes les divisions de Boissier comme sous-sections, est très louable, mais la difficulté est simplement déplacée. Il reste à définir ces sous-sections mieux que ne l'a fait Boissier. Les sections de Boissier n'ont bien souvent qu'une valeur géographique ou physionomique, elles ne donnent qu'une idée primitive du groupement des espèces et sont établies sur des notions hétérogènes et non comparables (phyllotaxie, type biologique, port, involucre aux cymes mâles, etc.). On critique Bauhin (18) qui plaçait toutes les plantes charnues dans le même groupe et Tournefort qui opposait les herbes aux arbres (139), mais on pourrait aussi reprocher à Boissier d'établir des sections d'espèces simplement d'après leur type biologique : plantes épineuses = *Diacanthium*, arbres inermes = *Goniostema*, plantes charnues = *Tirucalli*. On ne s'est pas assez préoccupé de la constitution de la graine et du fruit, du degré de différenciation des cyathophylles et des caractères du cyathium en général pour subdiviser le genre. C'était complètement sortir du sujet de mon travail que d'essayer d'établir un groupement naturel des Euphorbes et d'autre part, les éléments malgaches ne m'auraient fourni que les matériaux d'une classification artificielle. J'ai préféré tout de même employer les cadres larges de Bentham et Hooker et ne pas traiter tout d'un bloc le genre *Euphorbia* comme l'ont fait certains monographes récents.

---

(1) Les noms nouveaux créés par Boissier sont en italique (27).

(2) Cf. aussi C. G. de Dalla Torre et H. Harms (44).

Au point de vue anatomique, le genre *Euphorbia* paraît très homogène. Gaucher (65) s'est livré à une série de recherches qui ont porté sur 110 espèces et formes de toutes provenances (environ le 1/10 de toutes les espèces connues). Son travail montre qu'un certain nombre de caractères internes, aussi constants que les caractères floraux, peuvent servir à définir le genre. Nous retiendrons particulièrement : la présence de cristaux de malate neutre ou de malophosphate de Ca à la place de l'oxalate de Ca, la présence de fibres scléreuses péricycliques dans la tige et enfin, la présence d'un système de laticifères vrais, c'est-à-dire de laticifères produits par l'élongation, sans cloisonnement ni anastomose, de cellules initiales différenciées avant tout autre organe et situées dans le « plan nodal » de l'embryon (1). Gaucher subdivise le genre *Euphorbia* en deux sous-genres :

---

(1) Voir la définition de cette expression et l'étude ontogénique des laticifères chez les Euphorbiacées, dans la thèse de G. Chauveaud [37].

Anisophyllum : feuilles toujours opposées, asymétriques à la base, stomates très petits, sans cellules annexes, présence d'une gaine formée d'une assise de cellules régulières autour des faisceaux foliaires et *Euphorbia s. st. :* feuilles alternes ou les supérieures seulement opposées et toujours symétriques, stomates grands, pourvus ou non de cellules annexes, pas de gaine régulière autour des faisceaux foliaires.

Je doute qu'on puisse aller plus loin dans la distinction de sections basées sur des caractères purement anatomiques. La structure générale, homogène et banale, ne fait que confirmer l'unité générique qui est si bien établie par la constance de la nature de l'inflorescence.

Les différentes sections d'Euphorbes malgaches peuvent s'établir de la façon suivante :

Δ Feuilles opposées, stipulées. Plantes annuelles ou bien à tige aérienne seule annuelle ou exceptionnellement (*E. Goliana*) petit sous-arbrisseau ligneux. Tiges aériennes annuelles étalées couchées. *Section ANISOPHYLLUM* (page 27)

Δ Feuilles alternes, stipulées ou non.

- ○ Plantes ligneuses, charnues, épineuses, lianoïdes décombantes ou encore, sans tige aérienne apparente et alors à rhizome vertical pourvu de feuilles étalées en rosette sur le sol. Stipules ou non, 2-6 glandes entières. . . . . *Section EUPHORBIUM* (page 41)
- ○ Plantes herbacées dressées. Pas de stipules. 4 glandes bicornes. . . . . *Section TITHYMALUS* (page 112)

II. MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DES EUPHORBES MALGACHES

1. Port de la plante.

Les types biologiques, sous lesquels se présentent les Euphorbes malgaches, sont très différents. Depuis les arbres de 30 mètres jusqu'aux herbes de quelques centimètres, on trouve toute une série de formes intermédiaires que nous allons rapidement passer en revue.

A. ESPÈCES VIVACES

A) Bourgeons épigés :

70 °/o des espèces connues.

1) *Plantes arborescentes.*

Les Euphorbes arborescentes constituent un groupe très curieux et bien représenté à Madagascar. Il est constitué par des plantes de hauteur variable dont la tige est lignifiée. Selon les espèces et les conditions de vie, les feuilles des Euphorbes arborescentes peuvent être caduques (*E. aprica*) ou persistantes (*E. Boivini*).

2) *Plantes charnues.*

Les tiges de beaucoup d'Euphorbes désertiques sont charnues et sub-aphylles (*E. Laro*) ou aphylles.

3) *Plantes épineuses.*

Une autre catégorie de plantes xérophiles ou désertiques possède des tiges à aiguillons bien développés. L'*E. splendens* en est un type bien connu.

4) *Plantes lianoïdes.*

L'*E. orthoclada* est un arbuste longtemps charnu, décombant lianoïde, plutôt qu'une liane proprement dite.

B) Bourgeons hypogés :

10 % des espèces connues.

1) *Souche vivace, et tiges annuelles.*

Ce sont les espèces à rhizome et à tiges aériennes dressées (*E. ensifolia*) ou étalées sur le sol (*E. trichophylla, E. Humbertii*).

2) *Souche vivace, pas de tiges annuelles.*

Ce groupe ne comprend que 4 espèces du Cap, 2 de l'Inde et l'*E. primulæfolia* de Madagascar : les plantes qui le constituent possèdent un rhizome vertical plus ou moins développé et une rosette de feuilles qui s'étalent sur le sol.

B. ESPÈCES ANNUELLES

20 % des espèces connues.

Les *E. emirnensis* et *E. oxycoccoides* me paraissent être les seules Euphorbes annuelles endémiques.

2. Feuilles

Les Euphorbes arborescentes, épineuses ou herbacées, possèdent toutes des feuilles bien développées, au moins à certains moments. Caduques ou persistantes selon la station et l'espèce, c'est par elles que se fait l'assimilation du carbone, tandis que cette fonction est dévolue à la tige dans les Euphorbes charnues. Les feuilles de ces dernières plantes sont réduites à l'état de languettes rudimentaires, très promptement caduques et peu fonctionnelles. Dans la section *Anisophyllum*, les feuilles sont opposées, elles sont alternes dans les autres groupes. Typiquement éparses, elles peuvent se localiser secondairement à l'extrémité des rameaux : *E. Commersonii, E. aprica, E. betacea*, ou se disposer en rosette à la base des ombelles de cymes : *Esulæ*.

La forme de la feuille est, selon les cas, un caractère excellent ou très mauvais pour distinguer les espèces. Pour juger de sa valeur, il faut être en possession du plus grand nombre possible d'échantillons à tous les états du développement. Un grand nombre d'espèces ont une forme de feuille constante : *E. Commersonii*, *E. tetraptera*, *E. emirnensis* ; chez certaines, au contraire, la forme est si variable d'individu à individu qu'elle ne peut servir à la caractérisation spécifique : *E. primulæfolia*.

La nervation est pennée et les nervures anastomosées sur les bords. Dans l'ensemble, les feuilles sont très entières et de forme générale elliptique. Leur grandeur varie de 30 cm. (*E. Boissieri*) à $0^{m}.1$ (*E. ensifolia*.)

Au point de vue structural, les feuilles sont de la plus grande homogénéité. L'observation montre que l'anatomie n'est que d'un secours médiocre lorsqu'il s'agit de différencier les espèces par la structure de la feuille. Les stomates sont, avec leurs cellules annexes, du type rubiacé Dommel 52). Le mésophylle est à structure lâche et banale. Se rattachant aux feuilles par leur système vasculaire, les épines stipulaires des feuilles doivent être étudiées ici. Lorsque l'on fait une série de coupes dans l'*E. lophogona* au niveau du point d'insertion du pétiole sur la tige, on voit, à partir des faisceaux pétiolaires et non caulinaires, quelques vaisseaux se diriger vers les crêtes laciniées qui constituent des ailes à la tige. La dependance vasculaire de ces crêtes en fait l'homologue de stipules. Sont-ce exactement de vraies stipules ou des organes de remplacement ayant subi une différenciation particulière ? L'ontogénie comparée lèvera le doute. Chez l'*E. biaculeata*, à chaque feuille correspond une paire d'épines basilaires qui sont ou occupent la place de stipules. A côté de ces épines stipulaires il existe des épines intermédiaires isolées. La distinction des épines solitaires infrafoliacées et des épines géminées stipulaires est due à Bentham.

3. Tige.

Les formes de tige ont été précédemment passées en revue. Nous esquisserons simplement ici, leurs caractères structuraux d'ensemble.

L'organisation caulinaire interne des Euphorbes malgaches est assez simple et homogène : elle rentre dans les cadres établis par Gaucher dans son étude anatomique du genre *Euphorbia* [65]. L'épiderme, généralement à membrane non épaissie, recouvre un nombre variable d'assises corticales : nombreuses dans les Euphorbes charnues, elles se réduisent à 4-5 dans les *Anisophyllum* herbacés. Les stomates sont du type rubiacé ou renonculacé [Dommel 52]. Dans les Euphorbes arborescentes et épineuses, les formations péridermiques sont précoces et abondantes. Il existe, dans l'écorce, des fibres peu ou pas lignifiées : rarement éparses, elles se localisent plus spécialement en amas supralibériens. L'âge et les conditions de vie influent sur le développement de ces éléments de soutien. Les formations libéro-ligneuses, le plus souvent discontinues, dépendent elles aussi de l'âge et du milieu : elles ne sont d'aucun secours en systématique. La moelle est formée de cellules arrondies à petits méats : souvent entière, elle devient, dans certains cas, fistuleuse. Il existe, dans la tige, des laticifères. Surtout répandus à l'entour des faisceaux libéro-ligneux, ils peuvent s'étendre très loin dans l'écorce et dans la moelle. Leur présence, toujours constante, a une très grande valeur systématique pour la subdivision de la famille des Euphorbiacées [Pax 106], mais ils perdent de leur intérêt lorsqu'il s'agit de la subdivision du genre. La membrane des laticifères est très épaisse (1) ou d'épaisseur égale à celle des parois cellulaires voisines. Sur les coupes transversales vidées il est souvent facile de confondre les laticifères avec les fibres péricycliques à membrane mince qu'ils avoisinent mais une coupe longitudinale lève immédiatement le doute. Il n'existe pas d'oxalate de Ca dans les Euphorbes mais des malophosphates et des phosphates neutres de calcium qui se présentent souvent en gros cristaux [Gaucher 65, 67. Belzung 19].

---

(1) Surtout chez les Euphorbes charnues comme l'a déjà constaté Solereder [134].

4. Cyathium.

CONSTITUTION

Il serait oiseux de développer ici l'historique de la théorie du cyathium inflorescence qui est maintenant admise par tous les botanistes.

Le cyathium est typiquement constitué par 5 bractées soudées bord à bord en un organe affectant la forme d'un tonnelet ou d'une coupe (Κυαθος) et qui contient des cymes très condensées de fleurs mâles très simplifiées, disposées autour d'une fleur femelle centrale, le tout ressemblant à une fleur hermaphrodite. Le cyathium en tonnelet se rencontre chez trois espèces nouvelles : *E. pedilanthoides*, *E. Viguieri*, *E. Antso*. Le cyathium en coupe est bien plus fréquent chez les Euphorbes. La villosité ou la glabréité des bractées cyathiales est un bon caractère spécifique : *E. Antso*, *E. adenopoda*.

GLANDES

Les glandes ont la valeur d'appendices latéraux qui, au moment de la soudure des bractées contigues, se sont réunis bord à bord et fusionnés. La vascularisation montre ce fait en toute certitude (voir la planche du travail de G. E. Mattei [97]). Le nombre des glandes est donc typiquement le même que celui des bractées : le plus généralement cinq : chez l'*E. hexadenia* six. Souvent il peut être moindre : *E. adenopoda*. Sessiles ou pédonculées, elliptiques, discoïdes ou en languette, les glandes peuvent être ou non très épaisses, espacées ou contigues. Elles sont en général entières, mais, chez certains *Tithymalus* elles s'accompagnent d'appendices en forme de cornes. Parmi les *Anisophyllum*, l'*E. Humbertii* se distingue par les appendices pétaloïdes blancs très larges de ses glandes et l'*E. Antso*, des *Goniostema*, présente sur chacune de ses 2-3 glandes une sorte de gorge creuse qui rappelle un peu ce que l'on observe chez une plante du Brésil l'*E. Selloi Klotzsch* (1). Etant donné leur variabilité dans le genre et leur constance dans l'espèce, les glandes sont d'un grand secours en systématique.

Groupement.

Il est bien rare que les cyathiums soient isolés. En tout cas, il semble que ce soit là un caractère acquis postérieurement. L'ombelle, la cyme ou l'ombelle de cymes sont de règle chez les Euphorbes. Plus ou moins ramifiées, ces inflorescences peuvent se présenter sous l'aspect de glomérules : *E. hirta*. Dans certaines cymes appauvries, le cyathium axillaire est sessile et les latéraux pédonculés. Ce type, rare à Madagascar, est au contraire très fréquent en Afrique : *E. bilocularis* N. E. Br., *E. acrurensis* N. E. Br. etc. Il est souvent en corrélation avec des différences dans la sexualité des cyathiums.

Cyathophylles

Le mot « bractée » a été employé par les descripteurs aussi bien pour désigner les constituants du cyathium que pour nommer les appendices situés au niveau des ramifications de la cyme. Il y a peut-être lieu de faire quelques différences entre ces éléments pour éviter des confusions. Je conserve le terme de bractée pour les bractées du cyathium, j'appelle bractées de la cyme les autres appendices et je donne le nom de cyathophylles aux bractées opposées à l'aisselle desquelles se trouve un cyathium.

Arrêtons-nous un instant sur les bractées de la cyme. Si nous considérons un *E. dracunculoides*, nous voyons que les cyathiums se trouvent à l'aisselle de bractées feuilles en tous points semblables aux autres feuilles caulinaires. Chez un *Tithymalus* voisin, l'*E. emirnensis*, les feuilles de la cyme sont toutes semblables, mais leur forme diffère des autres feuilles de la tige. Un troisième type nous est fourni par l'*E. splendens* (fig. 2). La différenciation des bractées y est poussée plus loin. Les bractées les plus proches du cyathium s'élargissent et deviennent pétaloïdes, les bractées des ramifications de la cyme sont scarieuses et courtes, les unes et les autres ne ressemblent en rien aux vraies feuilles. Les cyathophylles, qui sont le plus souvent les bractées terminales de la cyme ou de l'ombelle, peuvent se différencier en organes pétaloïdes colorés, ou bien ils n'ont qu'un développement très réduit. Chez les *Anisophyllum* à cyathiums isolés il n'y a pas de cyathophylles (fig. 1). La forme, la persistance, le degré de développement et de villosité des cyathophylles sont de bons caractères discriminatifs. Dans les cymes appauvries le cyathium axillaire est nu — les cyathophylles jouant le rôle de bractées des ramifications —, les cyathiums latéraux, pédonculés, sont pourvus de cyathophylles : *E. orthoclada*.

---

(1) Voir E. Boissier (2).

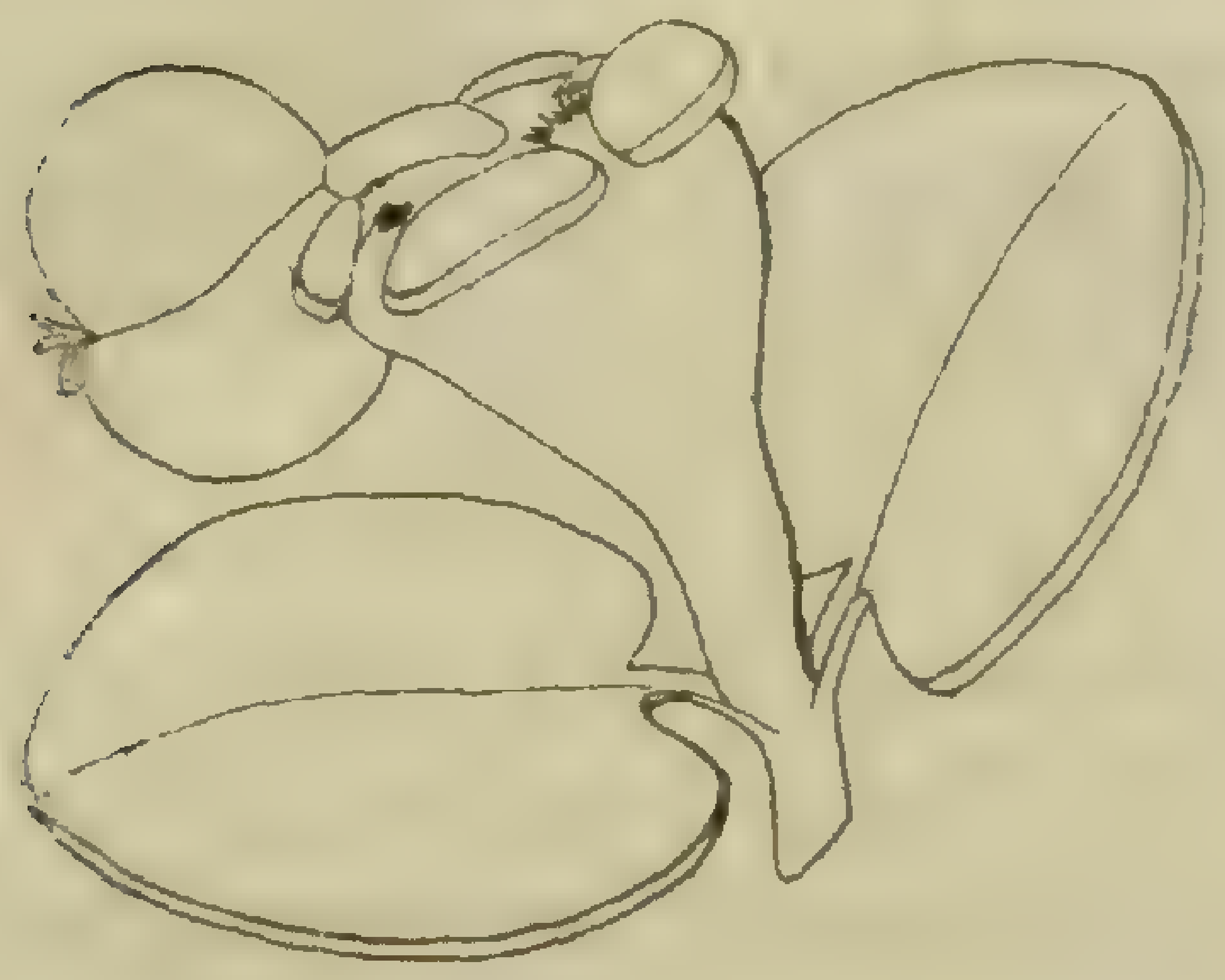


Fig. 1. — Cyathium et feuilles terminales d'*Euphorbia glaucophylla*. Poir. × 5.

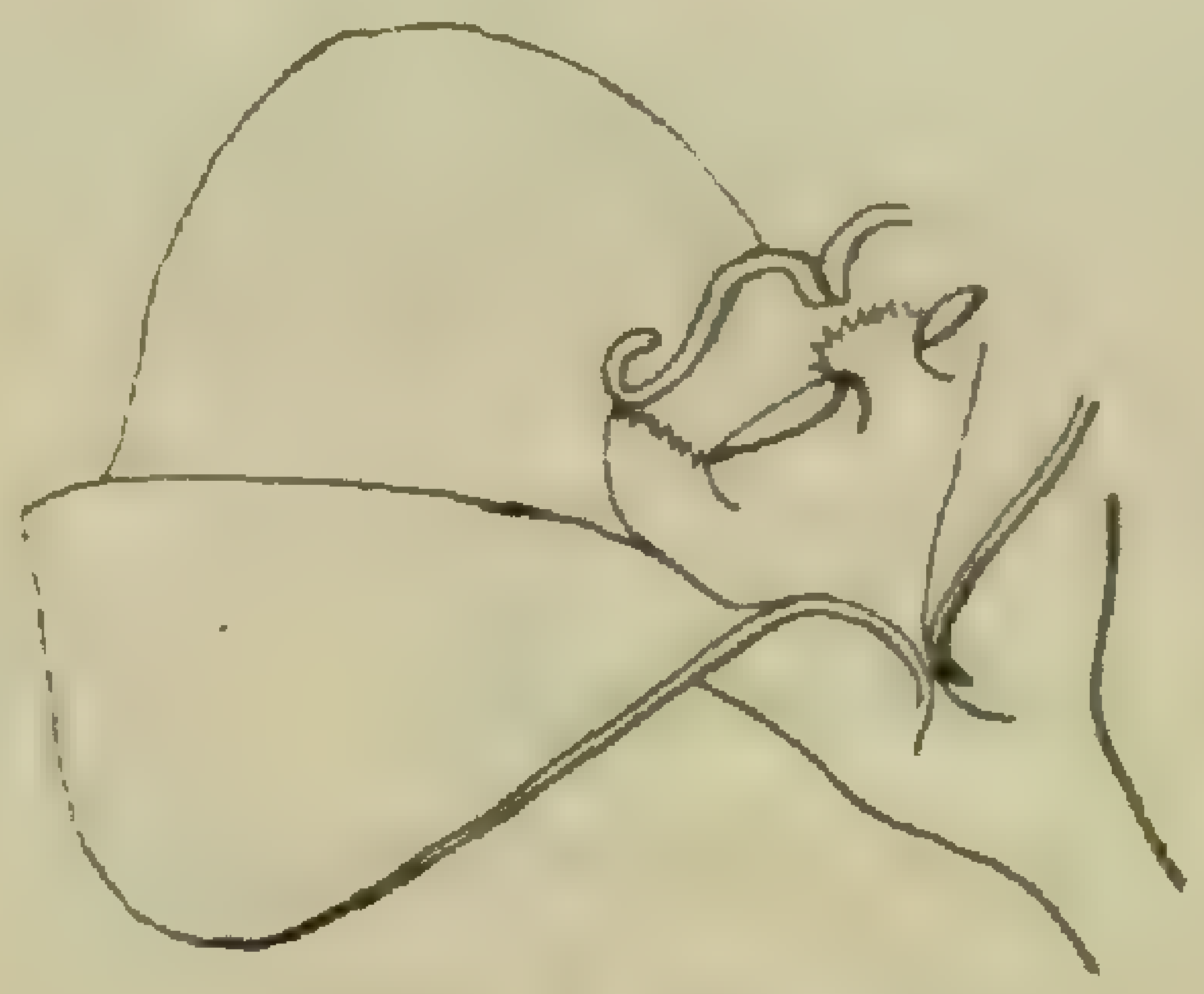


Fig. 2. — Cyathium et cyathophylles d'*Euphoria* **splendens**. (Boj. *nob. emend.* × 2 (forme dolichostylée).

SEXE

Le cyathium inflorescence est typiquement hermaphrodite, étant constitué par la condensation de plusieurs inflorescences de fleurs mâles autour d'une fleur femelle. La protérandrie est fréquente : *E. splendens* [Nicotra 101]. La diœcie apparaît dans beaucoup de *Goniostema* et de *Tirucalli : E. adenopoda, E. Laro* et rarement chez les *Diacanthium* malgaches, *E. Viguieri*. L'*E. orthoclada* partage avec certains *Euphorbia* africains (*E. heterochroma* Pax, *E. quadrangularis* Pax, *E. calycina* N. E. Br., *E. garuana* N. E. Br. etc.) la particularité de posséder un cyathium axillaire sessile et unisexué avec des cyathiums latéraux pédonculés et hermaphrodites.

FLEURS MALES

Les fleurs mâles sont réunies en autant de faisceaux qu'il y a de cymes condensées.

On connaît depuis Klotzsch une Euphorbe (*E. paucifolia*) qui présente dans son cyathium deux appendices foliacés entourant chaque faisceau de fleurs mâles.

Planchon [117] avait cru que ces caractères étaient suffisants pour créer un genre nouveau qu'il avait appelé *Calycopeplus*. Boissier n'avait pas admis ce genre. Subordonnant la présence de bractées aux cymes à la présence d'un cyathium, il n'avait accepté l'*E. paucifolia* que comme type des *Euphorbiæ spuriæ* qu'il opposait à toutes les autres Euphorbes ou *Euphorbiæ genuinæ*. J'ai retrouvé chez certains authentiques *Euphorbia* de Madagascar ces deux bractées opposées, de chaque côté de chaque faisceau de fleurs mâles (*E. pachysantha, E. pedilanthoides*). Lorsque l'on dissèque le cyathium de l'*E. pedilanthoides* on voit, autour des fleurs mâles et abritées par les bractées des cymes, des filaments stériles qui sont homologues des fleurs mâles pédonculées. Depuis longtemps déjà on avait remarqué dans les cyathiums des appendices plus ou moins laciniés alternant avec les cymes mâles. Adanson [1] les considérait comme des pétales. Baillon [6] les appelait « languettes » et plus loin, comprenant mal la théorie du cyathium-inflorescence, il laissait supposer que ses partisans leur attribuaient la valeur de calices ou de calicules.

L'interprétation me paraît facile. Dans certains types anciens : *E. pachysantha*, *E. pedilanthoides*, *E. paucifolia*, il existe deux bractées opposées au bas de chaque cyme mâle : ces deux bractées sont homologues des deux bractées opposées des cymes mâles des *Anthostema*. Dans les types plus évolués ces deux bractées n'apparaissent plus aussi nettes. Elles sont dès le début déchirées et se mêlent aux fleurs mâles stériles desquelles il est impossible de les distinguer. On voit alors les cymes mâles alterner avec des amas de languettes. Dans les types les plus évolués (certains *Anisophyllum*, etc.) ces bractées n'apparaissent plus dès le début dans le cyathium, et les cymes sont nues.

FLEUR FEMELLE

L'ovaire est dans la plus grande majorité des cas triloculaire. Les ovaires à deux loges appartiennent à des formes évoluées. Les styles, 1-5 fois plus longs que l'ovaire, sont, ou bien libres dès la base (*E. Grandidieri*), ou bien soudés dans la région basilaire et libres au sommet, ou encore soudés dans leur moitié (*E. mangokyensis*), ou enfin libres seulement à l'extrémité (*E. biaculeata*). Ces extrémités sont entières, bilobées ou plus ou moins profondément bifides. Les caractères du style sont ordinairement très bons au point de vue systématique, surtout le degré de soudure et de division, mais délicats à observer.

5. Fruit et Graine.

Le nom de *Tricoccæ* qui a été donné aux Euphorbiacées et familles voisines, évoque la constitution générale du fruit.

Très exceptionnellement certains *Euphorbia* ont des capsules bicoques : *E. pachysantha*, *E. Intisy*, *E. tetraptera*. Ce caractère peut être individuel : *E. Intisy*, ou spécifique : *E. tetraptera*. Le tégument du fruit est en général sec en totalité et exceptionnellement en partie charnu extérieurement (*E. pachysantha*, *E. fiherenensis*, etc.) Les coques peuvent être arrondies sur le dos ou bien comprimées latéralement : *E. betacea*. Les caractères tirés du fruit (ornements, aplatissement des coques, villosité) sont très bons au point de vue systématique. La graine, albuminée, est en général caronculée. Elle peut être lisse, chagrinée-verruqueuse ou fovéolée. Les caractères séminaux sont excellents étant donné leur constance.

6. Remarques générales.

Tous les caractères que nous venons de passer en revue n'ont pas la même valeur systématique. Le port est trop largement utilisé par les monographes pour établir de grandes coupures dans le genre.

La forme de la feuille est, sauf exception, un caractère discriminatif précieux mais non exclusivement décisif. Les caractères tirés du cyathium, du fruit et de la graine, bien que meilleurs, sont souvent difficiles à observer. A la vérité, il n'existe pas un seul caractère systématique valable isolément et en général : c'est la combinaison de caractères ayant une valeur moindre qui peut servir à délimiter les espèces.

La méthode anatomique sert çà et là, mais l'expérience m'a montré que son aide était très limitée. Toutefois, chez les *Tirucalli* où l'appareil végétatif externe est si sensible aux conditions de milieu, on se sert avec fruit des caractères internes, sinon pour distinguer les espèces entre elles, du moins pour limiter et orienter dans une direction donnée les recherches de morphologie extérieure auxquelles il faut toujours recourir en dernière analyse.

III. CLASSIFICATION

A. — *ANISOPHYLLUM*

1819. Haworth [73]. (comme genre).
1862. Boissier [27]. — 1866, id [28]. — 1880, Bentham et Hooker [22].
1896. Pax [108]. (Comme subdivision de genre).

Herbes droites ou couchées, plus ou moins rameuses, rarement frutescentes à la base et plus rarement sous-arbrisseaux. Feuilles toujours opposées, très rarement verticillées, le plus souvent dissymétriques à la base (anisophyllie). Stipules lancéolées ou linéaires ou bien soudées en gaine à bord plus ou moins fimbrié. Cyathiums petits, isolés ou en cymes plus ou moins globuleuses. 4 glandes souvent pourvues d'appendices pétaloïdes (très rarement 5-6 glandes). Capsule tricoque petite. Graine sans caroncule.

Toute la terre sauf les régions arctiques.

La section est entièrement à réviser, car on a multiplié à l'envi les espèces.

A. ENDÉMIQUES

1. *Euphorbia Hildebrandtii* H. Bn.

E. Hildebrandtii. — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (121).

Herbe annuelle, décombante, rameuse, à racines adventives. Tiges poilues à leur extrémité, présentant 2 sillons opposés. Feuilles opposées, subsessiles, à limbe triangulaire aigu ou lancéolé aigu, de 0,7-1 × 0,2-0,4, à poils mous sous la nervure médiane, caducs sur les feuilles âgées. Stipules entières sétacées, fines, libres. Cyathiums hermaphrodites par 1-3, à l'aisselle des feuilles, sur de courts pédoncules. 5 bractées entières, poilues jusqu'au sommet. 4 *glandes en* forme de *languettes charnues garnies de quelques grands poils hyalins.* Fleurs mâles peu nombreuses. Styles soudés. Graines petites arrondies.

Madagascar. — *Région de l'Ouest :* Sables de la Betsiboka (Hildebrandt 3453!).

La tige est entamée par 2 profonds sillons opposés qui lui donnent une symétrie bilatérale. Elle est entourée d'un épiderme à cellules isodiamétriques, à poils moyennement épais, cylindriques, pluricellulaires, striés. Dans la région interne, se trouvent des laticifères à membrane non épaissie. Les éléments ligneux sont soudés en un petit cercle.

Cette plante est le seul *Anisophyllum* malgache actuellement connu qui possède des glandes en languette charnue garnie de cils hyalins.

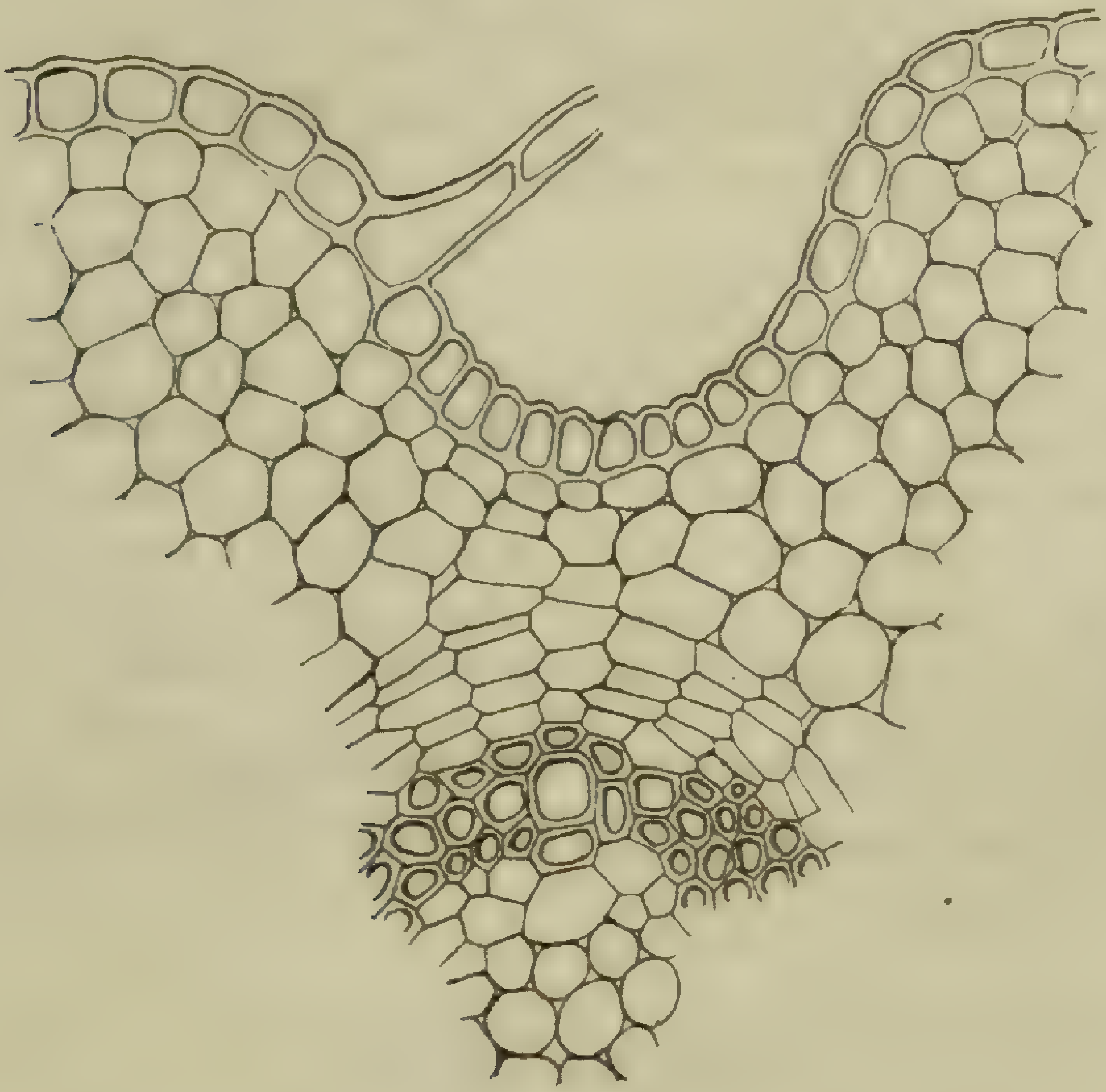


Fig. 3. — Coupe transversale dans une tige d'*Euphorbia Hildebrandtii* H. Bn × 150.

2. *Euphorbia Humbertii* nov. sp.

Herbe glabre, à tiges aériennes annuelles, étalées en cercle sur le sol, rameuses, articulées, feuillées seulement à l'extrémité et partant d'un rhizome épais, long et vivace. Feuilles opposées, glabres, entières de 0,1-0,2   0.1-0.15 : celles de la souche orbiculaires arrondies à la base, celles du sommet en coin à la base. Pétioles courts, 1 mm. Stipules soudées en gaine avec prolongements entiers, filiformes, courts. Cyathiums hermaphrodites en coupe conique, glabres, groupés par 2 à l'aisselle des feuilles. 5 bractées fimbriées, filiformes, courtes. *4 glandes* elliptiques, brunes, larges, *très contiguës, garnies extérieurement d'appendices pétaloïdes blancs, entiers, larges de $0^{c}15$ environ*. Fleurs mâles peu nombreuses. Styles courts, entiers, libres, surmontant l'ovaire glabre. Capsule tricoque, glabre, de $1^{mm}5$ de diamètre obtusément carénée. Graine quadrangulaire fovéolée brun-roux.

Madagascar. — *Région de l'Ouest :* Grès jurassiques dénudés, entre le Manja et Beroroha (Mongoky) (Perrier de la Bathie 9.682!).

Cette plante est le seul *Anisophyllum* malgache actuellement connu qui possède des glandes largement garnies

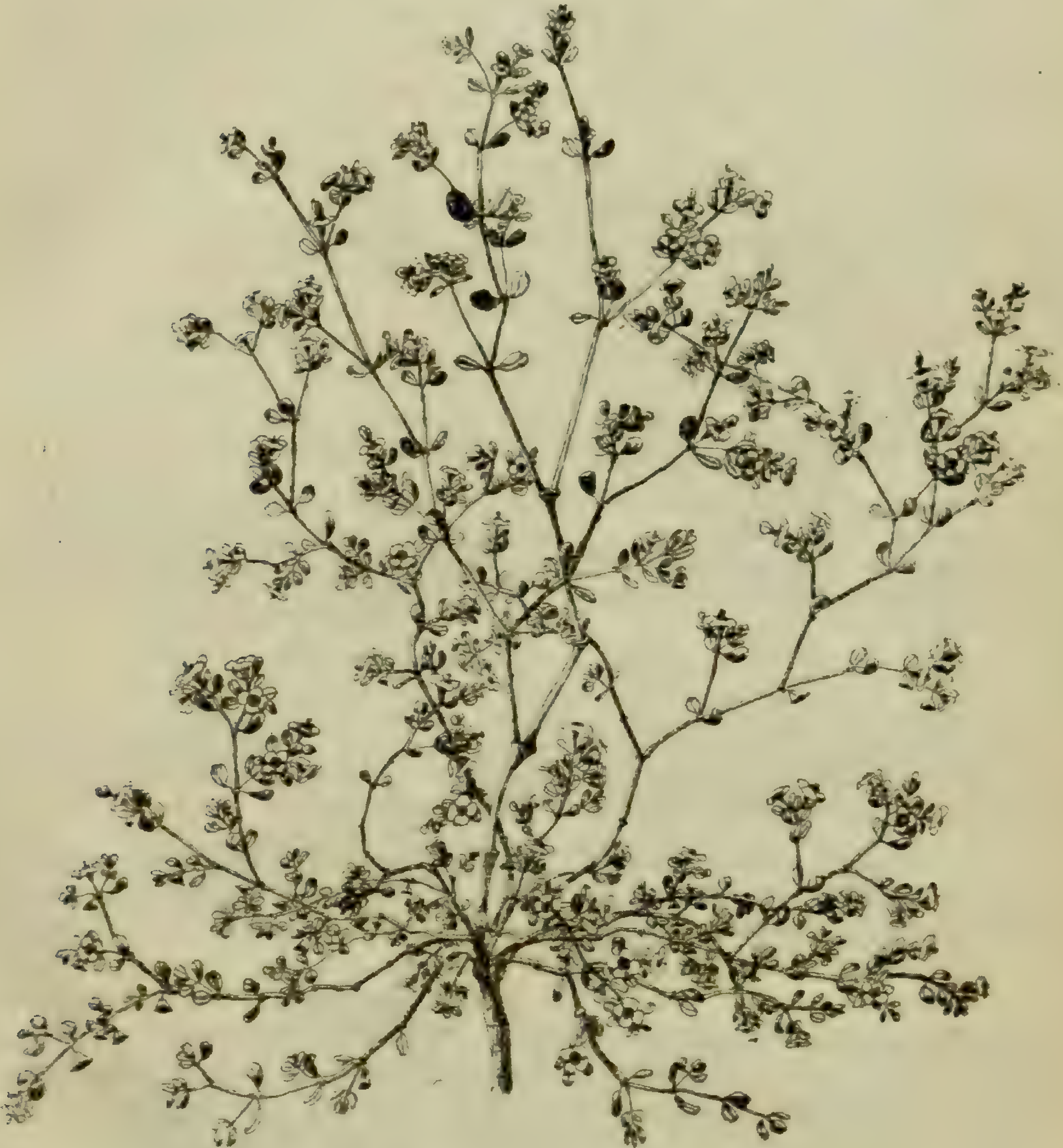


Fig. 4. — *Euphorbia Humbertii* nov. sp.

Herba glabra, caulibus e rhizomate crasso lignoso filiformibus prostratis articulatis, foliis oppositis integris orbiculatis breviter petiolatis ; cyathiis hermaphroditis 2 et 4 axillar. foliorum confertis ; glandulis 4 suborbiculatis appendice ovata integra, lata, alba ; stylis 3 integris ; ovario glabro ; capsula glabra ; semine tetragono foveolato.

d'appendices pétaloïdes. Par ses autres caractères, l'*E. Humbertii* se place à côté de l'*E. trichophylla* Bkr. de l'*E. Grandidieri* H. Bn et de quelques espèces africaines.

3. *Euphorbia Grandidieri* H. Bn.

E. Grandidieri. — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, Baron (16). — 1907, Palacky (105). — 1912, H. Poisson (121).

Herbe glabre, basse, à rameaux dichotomes articulés annuels étalés sur le sol, partant d'une souche vivace pivotante profonde. *Feuilles* opposées, brièvement pétiolées, *à limbe non coriace, lancéolé aigu ou elliptique, glabre*, de 0,5-1 0,20,-3. Stipules soudées avec extrémité libre, filiforme, entière. Cyathiums hermaphrodites, coniques, glabres, solitaires à l'aisselle des feuilles ou au sommet des rameaux et portés sur un pédoncule de 1-2 mm. 4 glandes sans appendice alternant avec les 5 bractées. Fleurs mâles peu nombreuses. Fleur femelle à styles libres et bilobés. Capsule glabre finement carénée de 2^{mm} de diamètre. Graines brun-clair, quadrangulaires, fovéolées.

Madagascar. — *Région de l'Ouest* : Dunes de Manongarivo (Ambongo) (Perrier de la Bathie 1623 !) — *Région du Sud-Ouest* : Dunes entre le Fiherenana et le Manombo (Perrier de la Bathie 9779 !). De Manombo à Morondava. (Grandidier 71 !).

4. *Euphorbia trichophylla* Bkr.

E. trichophylla. — 1884, J. G. Baker (10). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). = *E. anagalloides*. — 1890, J. G. Baker (13 bis). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, Baron (16). — 1907, J. Palacky (105).

Herbe à tiges aériennes annuelles étalées en cercle sur le sol à partir d'un rhizome épais, long et vivace. *Feuilles* opposées, *coriaces*, entières, brièvement pétiolées, *à limbe orbiculaire ou largement ovale* de 0,3-0,6 × 0,3-0,6 arrondi au sommet, le plus souvent largement arrondi à la base, *glabre ou densément revêtu de poils longs, hyalins*. Stipules soudées à la base, à extrémité supérieure libre, filiforme, entière. Cyathiums hermaphrodites, solitaires à l'aisselle des feuilles supérieures et de 2 mm. de diamètre environ. 5 bractées souvent poilues au sommet libre. 4 glandes arrondies, épaisses, charnues, sans appendices. Fleurs mâles par 15 environ. Ovaire à 3 angles surmonté des styles libres et bifides. Capsule tricoque de 2 mm. de diamètre, glabre, finement carenée. Graine oblongue quadrangulaire, sillonnée, finement fovéolée, brun roux, de 1^{mm}5 de long.

Vernac. Fampiadiananketa (h.) A. Dandouan (45).

Madagascar. — *Région du Centre : sin. loc.* (Baron 1803 !) — Dans la brousse à graminées autour d'Ambatolampy (Vakinankaratra) vers 1600 m. (R. Viguier et H. Humbert 1694 !) Latérite nue aux environs de Tsinjoarivo vers 1500 m. (bassin de l'Onivé). (Perrier de la Bathie 9654 !). Rocailles basaltiques ou argile latéritique des trachytes, Antsirabé (Perrier de la Bathie 8951 ! 12895 !) (Waterlot !).

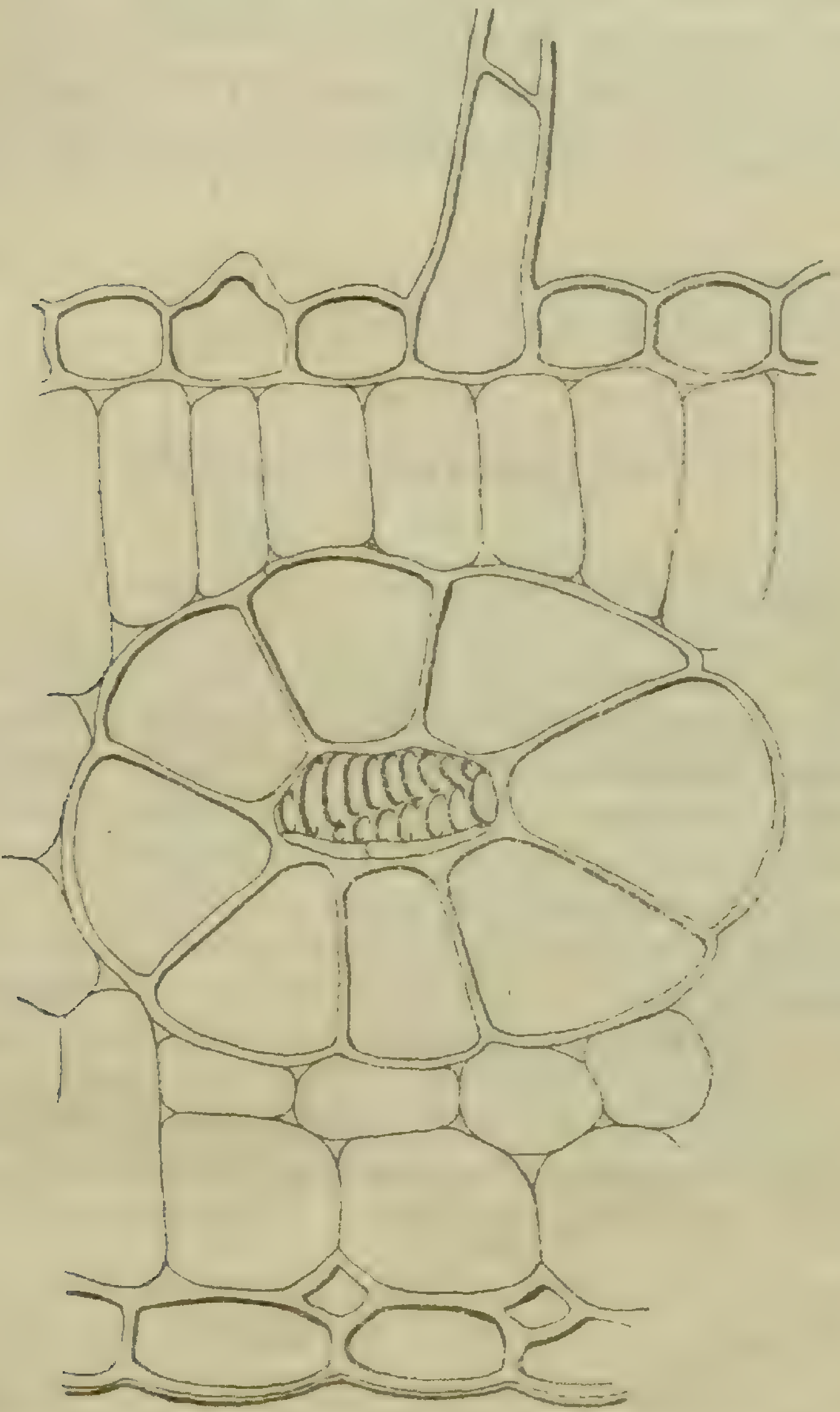


Fig. [illegible]. — Coupe transversale dans une feuille d'*Euphorbia trichophylla* Bak. × 270 : gaine aquifère périfasciculaire.

La structure générale de la feuille a une tendance à l'isolatéralité. L'épiderme supérieur, sub-papilleux, n'a pas de membrane externe très épaissie. Il recouvre une assise de cellules palissadiques et un mésophylle inférieur constitué par 2 assises de cellules à structure assez serrée. Autour des éléments vasculaires se trouve une gaine aquifère noyée dans un mésophylle à petites cellules.

Le nom de *E. trichophylla* vient de ce que Baker a décrit son espèce sur une forme très tomenteuse. En réalité, on trouve en mélange des formes très tomenteuses et d'autres absolument glabres (ex. R. Viguier et H. Humbert, H. Perrier de la Bathie). La villosité foliaire n'a pas de valeur spécifique.

L'E. anagalloides n'est pas différent de *l'E. trichophylla* : je réunis ces 2 espèces.

5. *Euphorbia Goliana* Lk.

E. Goliana 1786, de Lamarck (86). — s. d. du Petit-Thouars mss. (114)(115). — 1825. C. Sprengel (136). — 1862. E. Boissier (27). — 1895. J. de Cordemoy (40).

Plante suffrutescente de 12 cm. environ de haut, très rameuse. Ramifications de la tige grêles, articulées, épaissies aux nœuds et très cassantes. Feuilles opposées, brièvement pétiolées, glabres ou à poils blancs très épars, caducs, plus ou moins denticulées dans leur pourtour ou entières, à limbe orbiculaire de 0,2 0,2 asymétriques à la base, comme imbriquées sur la tige. Stipules soudées plus ou moins laciniées. Cyathiums hermaphrodites, axillaires ou terminaux, isolés ou groupés en très petit nombre, campanulés turbinés. 4 glandes convexes ovales, ornées d'un appendice pétaloïde blanc de 0mm5 de large au plus ou sans appendice. Fleurs mâles en petit nombre, fleur femelle avec des styles libres dès la base et courtement bifides au sommet. Capsule finement carénée sur le dos. Graine blanche, ovale, quadrangulaire, peu rugueuse.

La Réunion. — St-Louis, dans les sables aux environs du Gol (Commerson!). — St-Pierre, plage à l'embouchure de la rivière des Cabris. — St-Joseph, collines (Jacob de Cordemoy 40!).

Cette espèce est très étroitement apparentée à *l'E. trichophylla* Bkr. de Madagascar. Leur structure foliaire est identique. Toutefois *l'E. Goliana* est une forme buissonnante courte à tiges persistantes (chamæphyte) tandis que *l'E. trichophylla* a des tiges annuelles simplement étalées sur le sol et un rhizome vivace (hémicryptophyte).

6. *Euphorbia oxycoccoides* Boiss.

E. oxycoccoides 1860, E. Boissier (26). — 1862, id (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105).

Herbe annuelle, glabre, à tiges grêles. *Feuilles* pétiolées, ovales-orbiculaires, arrondies ou rétuses, entières, glabres, inégales à la base, *de 5-6 mm*. Stipules petites pluritides. Cyathiums axillaires peu nombreux, campanulés-hémisphériques. Glandes oblongues transversalement, avec un très court appendice marginal. Capsule *glabre*, à coques à peine carénées. *Graines* blanches, ovales tétragones, *légèrement ponctuées*.

Galéga. — (Bouton).

Espèce mal connue.

7. *Euphorbia dissimilis* J. de Cord.

E. dissimilis 1895, J. de Cordemoy (40).

Herbe couchée, rameuse, à rameaux filiformes, glabre ou quelquefois pulvérulente à l'extrémité. *Feuilles* petites, elliptiques subcordées à la base, obtuses, obscurément denticulées ou édentées au sommet, *très variables de grandeur* : les unes de 0,6 — 0,7 0,3, -0,4 les autres de 0,2 0,1 *toutes pêle-mêle sur le même rameau les grandes alternant quelquefois avec les petites*. Stipules sétacées. Involucres glabres à lobes arrondis obtus. Coques glabres.

La Réunion. — Saint-Pierre (Frappier) *teste* J. de Cordemoy (40).

Je n'ai pas vu cette espèce qui me paraît distincte des autres *Anisophyllum* par son groupement spécial de feuilles très différentes en grandeur. Je me demande dans quelle mesure on ne se trouve pas devant un cas pathologique.

B. POLYDÉMIQUES

8. *Euphorbia glaucophylla* Poir.

E. glaucophylla 1811, M. Poiret (120). — 1862, E. Boissier (27) = *Anisophyllum glaucophyllum* 1860, F. Klotzsch et Garcke (85).

Herbe glabre à *tiges aériennes annuelles décombantes et à rhizome vivace*. Feuilles de 0,5-0,7 0,4-0,6 opposées, brièvement pétiolées (1 mm) à limbe glauque, entier, oblong ou elliptique oblong, arrondi ou apiculé au sommet, très asymétrique à la base, à nervure principale et les 2 latérales de la base, seules saillantes.

Stipules largement soudées, frangées à leur partie libre. Cyathiums par 1-2, axillaires, petits, courtement pédonculés, glabres. 5 bractées alternant avec 4 glandes épaisses, arrondies ou elliptiques avec un appendice pétaloïde marginal, filiforme. Styles bifides au sommet. Capsule glabre de 2 mm. de diamètre, lisse. Graine ovale-quadrangulaire, brun clair, fovéolée, d'environ 1 mm.

Madagascar. — *Région de l'Est :* Dunes du bord de la mer, près de l'embouchure du Matitana (Perrier de la Bathie 9754 !). — Dunes aux environs de Tamatave (Perrier de la Bathie 9836 !).

Espèce nouvelle pour Madagascar.

Afrique Tropicale. — Guinée [Brown (32)].

9. *Euphorbia hirta* L.

E. hirta 1762, C. Linné (93). — 1784, id. (95). — 1787, id. (96). — s. d. du Petit Thouars mss (114) (115). — 1826, C. Sprengel (136). — *E. pilulifera* Jacquin (77). — 1862, E. Boissier (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (121). — Non *E. pilulifera* L. = *Tithymalus dulcis Parietariæ foliis* 1696, H. Sloane (133) = *Tithymalus botryoides major* 1695, L. Plukenet (118) = *Tithymalus botryoides erectus*, *Tithymalus botryoides zeylanicus* 1737, J. Burmann (35) = *Esula esculenta* 1750, G. E. Rumphius (127).

Herbe annuelle, à tige dressée, peu rameuse, *couverte surtout dans les parties jeunes*, terminales, *de poils jaunes-roux denses. Feuilles* opposées, brièvement pétiolées, à limbe ovale rhombé ou oblong lancéolé, denté, *de 1-3 × 0.5-2* environ, couvertes de poils roux au moins à l'état jeune. Stipules petites subulées fimbriées, libres. Cyathiums hermaphrodites, poilus, en cymes axillaires sessiles ou brièvement pédonculées, réunies en têtes globuleuses. 4 glandes orbiculaires, concaves, à très petits appendices, alternant avec les 5 extrémités libres des bractées, deltoïdes, aiguës. Styles courts, libres et bifides. Capsule couverte de poils jaunes, à coques globuleuses, obscurément carénées. Graines rouge clair, oblongues, tétragones, ornées de petites rugosités irrégulièrement anastomosées.

Vernac. Aidinono (bm.) A. Dandouau [45].

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 2602 ! 4745 ! 4887 ! 5740 !). — (Decorse !). — (Perrier de la Bathie, 21 et 22 !). — Mad. bor. (Humblot 157 !).

Région de l'Est : Tamatave (d'Alleizette 1304). — (Scott Elliott 1723 !). — bord de la route de l'Ivoloina (R. Viguier et H. Humbert 326 !) — Sainte-Marie de Madagascar à Ambodifotatra, terres sablonneuses (Boivin 1882-2 !). — (Bojer 251 !). — Province de Mananjary, zone côtière (Geay 7045 ! 7463 !). — Vohémar (Bernier 345 !).

Région du Sambirano : Nossy-Bé (Pervillé 2475 !). — (Hildebrandt 2916 !). — (Boivin !).

Région du Centre : Tananarive (Waterlot !). — (Prudhomme 142 !). — Entre Tananarive et Majunga [Baron 16].

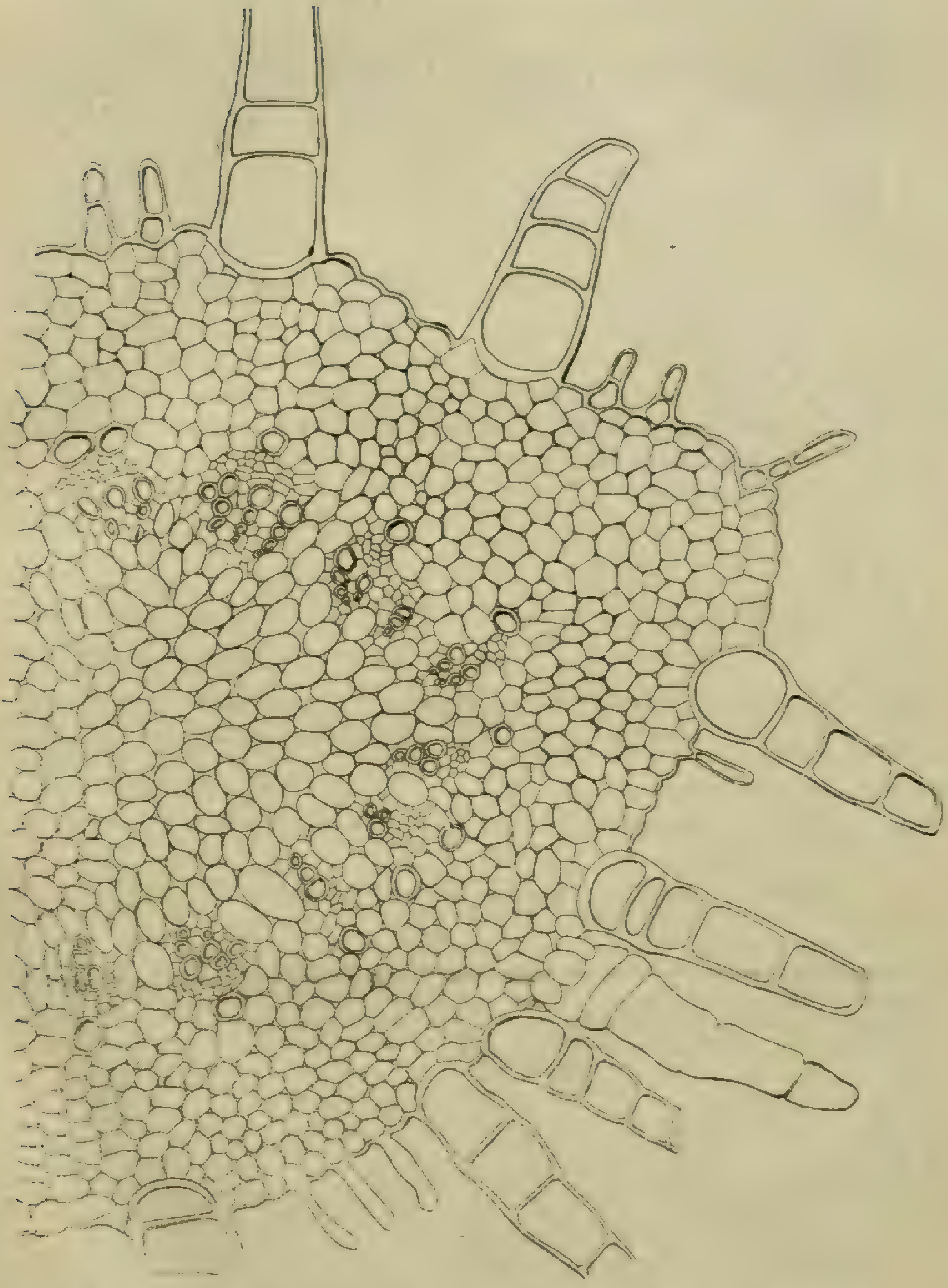


Fig. 6. — Coupe transversale dans une tige d'*Euphorbia hirta* L. × 110.

Région de l'Ouest : Majunga (d'Alleizette 19). — rues, lieux sableux (R. Viguier et H. Humbert 1 !). — endroits cultivés (Perrier de la Bathie 9541 !). — Province de Mahilaka, près l'étang d'Andrafia (Douliot !)

Comores. — Mayotte (Humblot 93!). — Anjouan (Boivin ! et mss.) — (Lavanchie !)

Seychelles — Mahé, au bord de la mer (Pervillé 55!). — Baker [8].

Maurice. — (Richard !). — (Commerson!). — (herb. Steudel !). — Baker [8].

La Réunion. — (Richard 94 !). — (Commerson !). — (Boivin 1387 !). — J. de Cordemoy [40].

Rodriguez. — Baron [16]. — Baker [8].

Régions tropicales en général où il est répandu.

9 bis. *Euphorbia hirta β procumbens* N. E. Br.

E. hirta β procumbens 1909, N. E. Brown (32) = *E. pilulifera var. procumbens* 1862, E. Boissier (27) = *E. capitata* 1786, de Lamarck (86).

Cette variété diffère du type par ses tiges couchées et produisant souvent des souches droites et décombantes à la base. On trouve des intermédiaires entre cette variété et l'espèce fondamentale.

Ça et là avec le type.

Chez *l'E. hirta*, l'épiderme de la tige, à cellules isodiamétriques est interrompu par deux sortes de poils tecteurs : des poils petits, pluricellulaires, cylindriques et des poils très gros, coniques, à base élargie. Huit rangées environ de cellules à épaississements angulaires et petits méats constituent l'écorce. Les laticifères ont une membrane peu épaissie. Les éléments libéro-ligneux, faiblement développés, ne sont pas soudés et délimitent une moelle à éléments arrondis.

10. *Euphorbia hypericifolia* L.

E. hypericifolia 1737, C. Linné (91). — 1762, id (93). — 1787, id (96) et herbier, excl. ref. à Burmann. — s. d. du Petit-Thouars (145). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (121) = *E. indica* 1786, de Lamarck (86). — 1862, E. Boissier (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (121) = *Tithymalus indicus annuus* 1696, L. Plukenet (119). = *Anisophyllum hypericifolium*, 1819, H. Haworth (73). — 1860, F. Klotzsch et Garcke (85).

Herbe annuelle glabre ou pulvérulente, à tige simple ou peu rameuse. Feuilles opposées, brièvement pétiolées, elliptiques, oblongues ou oblongues lancéolées, arrondies ou plus moins cordées à la base, denticulées tout autour ou rarement entières *de 1-2 × 0,5-1*, glabres ou à quelques poils lâches, blancs, couchés, crépus. Stipules fimbriées subulées. Cymes axillaires, brièvement pedonculées, à nombre de cyathiums très variable, quelquefois réunis en glomérule. Cyathiums hermaphrodites, petits, à 5 lobes lancéolés subulés ciliés et 4 glandes petites, rondes. Fleurs mâles peu nombreuses. Styles courts, libres, bifides. Capsule glabre ou poilue à coque obtusément carénée. Graine brun-roux, ovale, quadrangulaire, rugueuse.

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 2693 ! 2695 ! 3623 !) (Bernier 344 !) (Pervillé 497 !) (du Petit Thouars !).

Région de l'Est : Tamatave (d'Alleizette 31 bis) Vohémar (Bernier 344 !) Andranoto. Lampaolo (Douliot !).

Région du Sambirano : Nossy-Bé, terrains secs (Pervillé 496 !) (Boivin mss (Boivin 2174 !)

Région du Centre : Imerina. Andrangoloaka (Hildebrandt 4062 !) Bord du lac Alaotra (Baron 16).

Région de l'Ouest : Ankavandra (Baron 16). (Richard 411 !) Plateau d'Ankara (Perrier de la Bathie 1086 !) Rochers calcaires des environs de Majunga (Perrier de la Bathie 9542 !)

Comores — Mayotte, Anjouan, Moheli, Grande Comore (Boivin 3369 !)

Maurice. — (Bojer !) (Commerson !) (Bouton !) (Boivin !) (Richard !) Baker (8).

La Réunion. — (Richard 234 !) Saint-Denis, Salazie (J. de Cordemoy (40).

Régions tropicales en général où il est répandu.

L'épiderme caulinaire aplati, à cuticule bien nette, recouvre 4-5 assises de cellules comparables aux éléments corticaux de l'*E. hirta*. Les laticifères de l'écorce ont une membrane bien épaissie. Les éléments libéro-ligneux sont épais et soudés. Tandis que l'*E. hirta* possède 2 types de poils, l'*E. hypericifolia* ne possède que des poils courts, lâches et blancs ou pas de poils du tout.

11. *Euphorbia thymifolia* L.

E. thymifolia 1762, C. Linné (93) — 1787, id. (96) — *S. d.* du Petit-Thouars (115) — 1797-1810. C. L. Willdenow (148) — 1811, W. T. Aiton (2) — 1826, C. Sprengel (136) — 1862. E. Boissier (27) — 1886, H. Baillon (7) — 1905, J. Costantin et J. Galland (41) — 1905, R. Baron (16) — 1907, J. Palacky (105) — 1912, H. Poisson (122) = *E. microphylla* 1786, de Lamarck (86) non Heyne, non Hayata. = *Tithymalus indicus annuus* 1696, L. Plukenet (118) — *Tithymalus humilis* 1737, J. Burmann (35) = *Anisophyllum thymifolium*, 1819, H. Haworth (73) = *Chamaesyce Mauritiana* Commerson *mss.* in herb Lk.

Herbe annuelle de 10 c.-20 c. de long, *couchée*, rameuse, velue. Feuilles opposées, brièvement pétiolées, à limbe oblong ou ovale allongé, denté, en général velu à la face inférieure, asymétrique à la base de 0,5-0,6 × 0,3-0,4. Stipules sétacées fimbriées, longues. Cyathiums hermaphrodites petits, velus, axillaires, peu nombreux, courtement pédonculés. 4 glandes ovales arrondies faiblement stipitées, à petit appendice marginal. Styles libres, bifides. *Capsule plus ou moins poilue*, à coques obtusément carénées. Graine rouge, oblongue, tétragone, à 4-5 sillons transversaux.

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 5675!) (Grevé 286!).

Région de l'Est : Ste Marie de Madagascar, ilot Madame (Boivin!) — Tamatave, lieux sablonneux au bord de la route de l'Ivoloine (R. Viguier et H. Humbert 315!). — Sur les sables maritimes près des habitations, environs de Sambavao (Perrier de la Bathie 9925!). — Province de Mananjary, zone côtière (Geay 7916!).

Région du Sambirano : Nossy-Bé (Perville 399!) (Boivin 2173!).

Région de l'Ouest : Lieux cultivés, sables (Ambongo) Boina, où elle est commune (Perrier de la Bathie 9555!). — Sables autour d'Ankirihitsa près du Mt Tsitondraina (Perrier de la Bathie 9906!). - Andravina (Bernier 348!).

Région du Sud-Ouest : Calcaires très secs de la Sakondry, affluent de droite de l'Onilahy (Perrier de la Bathie 9787!).

Comores. Mayotte (Boivin 3368!). — Anjouan (Boivin!).

Seychelles. Mahé (Boivin!).

Maurice. — (Herb. Steudel *in* herb. Drake!) (Richard!) Baker (8).

La Réunion. — Allées des jardins (Richard). (Boivin). J. de Cordemoy (40).

Régions tropicales où il est répandu.

11 bis. *Euphorbia thymifolia* β *suffrutescens* Boiss.

E. thymifolia β *suffrutescens* 1862. E. Boissier (27).

Cette variété diffère du type par ses tiges vivaces, ses feuilles petites et imbriquées.

Maurice. — (Bory *in* herb. D. C.).

Rodriguez. — (Commerson *in* herb Lk!) Baker (8).

12. *Euphorbia prostrata* Ait.

E. prostrata 1811, W. T. Aiton (3). — 1797-1810, C. L. Willdenow (145). — 1811, M. Poiret (120). — 1862, E. Boissier (27). — 1866, *id (28). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (41).

Herbe annuelle de 10 c.-20 c. de long, *à rameaux couchés* filiformes, pubérulents. Feuilles opposées, brièvement pétiolées, glabres ou pubérulentes a la face inférieure, elliptiques ou obovales, distinctement ou obscurément dentées. Stipules de la partie supérieure de la tige, libres en général, celles de la base soudées et dentées. Cyathiums hermaphrodites, isolés ou par 2 au sommet des rameaux et pédonculés. 5 bractées glabres ou finement pubescentes et 4 glandes orbiculaires, petites, à appendice nul ou filiforme. Styles courts, libres, bifides. *Capsule à coques carénées et ciliées, hispides seulement sur la carène.* Graine rougeâtre, tétragone, à 5-7 sillons.

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 5892!).

Région de l'Est : Sables maritimes autour des habitations, environs de Sambavao (Perrier de la Bathie 9724!).

Région du Sambirano : Nossy-Bé (Hildebrandt 2913!).

Région du Centre : Près Tananarive à Antsahadity (d'Alleizette 738). — Autour des habitations à Antsirabé vers 1600 m. (Perrier de la Bathie 9863!).

Région de l'Ouest : Rues, lieux sableux à Majunga (R. Viguier et H. Humbert 3!).

Maurice. — Baker [8].

La Réunion. — J. de Cordemoy [40].

La localisation des poils sur la carène de la capsule distingue cette espèce de l'*E. thymifolia*. Au point de vue structural l'*E. thymifolia* a des laticifères corticaux mal distincts des cellules voisines tandis que chez l'*E. prostrata* les laticifères ont des parois épaisses.

13. *Euphorbia Heyneana* Boiss.

E. Heyneana 1862, E. Boissier (27) non Sprengel. 1877, J.-G. Baker (8). — 1895 J. de Cordemoy (40).

Herbe annuelle glabre, glauque, très branchue, avec des *tiges* filiformes *décombantes*, de 7,5-15 c Feuilles elliptiques obtuses, cordées à la base, obscurément denticulées de 0,625-0,8 0,3 sur de très courts pétioles. Stipules linéaires dentées. Cyathiums axillaires par 1-2, campanules, sur des pédoncules aussi longs qu'eux. Glandes à appendice filiforme étroit. Styles bifides divariqués. *Capsule* de 1 mm. de diamètre, *glabre*, à lobes carénés aigus. Graines tétragones scrobiculées rugueuses.

Maurice. — (Bory *in* herb. D. C.) Baker [8].

La Réunion. — J. de Cordemoy [40].

Inde. — Hooker [76 bis].

Cette espèce, mal connue, se rapprocherait de l'*E. Clarkeana* Hook. et de l'*E. microphylla* Heyne, toutes deux de l'Inde.

ESPÈCES EXCLUES

L'*E. serpyllifolia* Pers. indiqué avec doute comme provenant de l'île Galega et des Seychelles par Bojer [30] est une espèce américaine.

L'*E. origanoides* L. indiqué par Boivin comme provenant de Madagascar est une espèce de l'Ascension (Boiss. [27] et mss. herb. de Franqueville !)

CLÉ DE DÉTERMINATION DES *ANISOPHYLLUM* DES ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

⌐ Glandes en languettes ciliées. Plante annuelle, poilue, à feuilles lancéolées aiguës. Tige entamée par 2 profonds sillons opposés.
1. *E. Hildebrandtii H. Bn.*

⌐ Glandes arrondies, pourvues d'un large appendice pétaloïde blanc de $1^{mm}5$ et non ciliées.
2. *E. Humbertii nov. sp.*

⌐ Glandes arrondies, non ciliées et dépourvues d'appendice pétaloïde ou à appendice marginal filiforme ($0^{mm}5$ au plus).
● Herbes dressées à feuilles grandes (1 à 3 cm.).
★ Poils jaunes-rousses à l'extrémité des rameaux.
9. *E. hirta L.*

★ Poils blancs ou pas de poils sur la plante.
10. *E. hypericifolia L.*

● Herbes couchées à feuilles petites (moins de 1 cm.).
♣ Feuilles de grandeur très différente, les unes de $0^{m}6$-$0^{m}7 \times 0^{m}3$-$0^{m}4$, les autres $0^{c}2 \times 0^{c}1$, toutes pêle-mêle sur le même rameau.
7. *E. dissimilis J. de Cord.*

♣ Feuilles sensiblement toutes de même grandeur.
A. Plantes annuelles.
○ Capsule glabre.
+ Feuilles elliptiques obtuses, de 6^{mm}-8^{mm} de long, obscurément denticulées. Graines scrobiculées rugueuses.
13. *E. Heyneana Boiss.*

+ Feuilles ovales orbiculaires, entières, de 5^{m}-6^{m} de long. Graines légèrement ponctuées.
6. *E. oxycoccoides Boiss.*

○ Capsule poilue.
= Sur la carène seulement.
12. *E. prostata Ait.*

= Partout.
11. *E. thymifolia L.*

B. Plantes à rhizome vivace et à tiges annuelles.
— Stipules largement fimbriées. Feuilles glauques.
8. *E. glaucophylla Poir.*

— Stipules à partie libre, filiforme, entière. Feuilles non glauques.
× Feuilles non coriaces, lancéolées, triangulaires aiguës ou elliptiques, toujours glabres.
3. *E. Grandidieri H. Bn.*

× Feuilles coriaces, orbiculaires ou largement ovales, arrondies au sommet, glabres ou densément revêtues de poils blancs hyalins. Feuilles et tiges formant un ensemble dense et court.

4. *E. trichophylla Bkr.*

C. Plantes tout entières vivaces.

Plantes suffrutescentes, à feuilles orbiculaires, coriaces, petites, asymétriques à la base et comme imbriquées.

5. *E. Goliana Lk.*

B. — *EUPHORBIUM*

1880, Bentham et Hooker (22). — 1896, Pax (108). = *Tirucalli* 1862, Boissier (27) + *Goniostema* 1861, Baillon (5) + *Diacanthium* 1862, Boissier (27) + *Treisia* 1862, Boissier (27) + *Rhizanthium* 1862, Boissier (27).

Arbres, plantes charnues, épineuses ou sans tige apparente et alors à rhizome hypogé. Feuilles alternes bien développées chez les espèces arborescentes et quelques espèces épineuses, moins développées ou nulles chez la plupart des espèces épineuses et chez les espèces charnues. Stipules ou non. Cyathiums isolés, en ombelle ou en cyme souvent unisexués. Glandes de l'involucre entières, sans appendices. Capsule sèche ou en partie charnue.

Surtout en Afrique et ses Iles Australes, en Asie tropicale, espèces d'Amérique tropicale mal connues.

Si l'on adopte les sections de Boissier comme sous-sections des *Euphorbium* de Bentham, le groupement des espèces malgaches se fait de la façon suivante.

△ Appareil végétatif extérieur bien développé.

○ Tige ligneuse, exceptionnellement crassulante, inerme et feuillée. *Goniostema*, p. 42

○○ Tige épineuse, feuillée ou aphylle. *Diacanthium*.

○○○ Tige la plupart du temps très charnue, exceptionnellement épineuse mais alors charnue, ou parfois tige ligneuse, mais plantes aphylles *Tirucalli*.

△△ Appareil végétatif extérieur réduit à une rosette et à une cyme. *Rhizanthium*.

La délimitation de toutes ces sections n'est souvent pas chose facile. Entre *Goniostema* et *Diacanthium*, il y a des termes de passage très nets. L'*E. lophogona* qui est normalement épineux peut devenir inerme. Qu'est-ce qui le distinguera sous cet état d'un *Goniostema* typique ? L'*E. lophogona* était considéré par Boissier comme un *Goniostema*. J'ai vu dans l'herbier du Muséum un échantillon de cette espèce étiqueté *E. splendens* par le savant monographe. Qu'on regarde imparfaitement l'appareil végétatif et cette erreur de section se justifie très bien. L'*E. orthoclada* que l'on place dans les *Goniostema* a un type floral qui est fréquent dans les *Diacanthium* africains, sa crassulance et la faible lignification de sa tige se retrouvent, à un degré plus prononcé, chez les *Tirucalli*. Quant à l'*E. Intisy* que l'on place dans les *Tirucalli*, c'est une plante aphylle mais nullement charnue comme les autres espèces de sa sous-section. Les caractères sur lesquels on établit le sectionnement des *Euphorbium* sont très artificiels et n'ont pas grande valeur systématique. Je ne les emploie que parce que je n'ai pas voulu remanier toute la classification des Euphorbes : ce dont on ne saurait me faire grief dans ce travail tout spécial.

α Sous-Section : GONIOSTEMA

Goniostema 1861, H. Baillon 5. — 1862, E. Boissier 27. — 1880, G. Bentham et J. D. Hooker 22. — 1896, F. Pax 108.

Arbres ou arbustes à rameaux ligneux, ni épineux, ni charnus, à feuilles entières, éparses ou groupées au sommet, caduques ou persistantes. Cyathiums hermaphrodites ou unisexués, réunis en cymes plus ou moins nombreuses, rarement isolés. Cyathophylles plus ou moins développées, exceptionnellement pétaloïdes. Bractées des fleurs mâles laciniées. Capsule sèche ou partiellement charnue, de 1-3 coques.

Madagascar et îles australes d'Afrique — Afrique.

Grâce aux matériaux de M. Perrier de la Bathie, j'ai pu compléter beaucoup de diagnoses qui étaient incomplètes et donner la description de deux nouvelles espèces. On trouvera ici pour la première fois un essai de groupement naturel et un synopsis analytique des *Goniostema*.

GROUPEMENT NATUREL DES *GONIOSTEMA*

A. Pas de cyathophylles au cyathium adulte. Cyathium à glandes épaisses > 5 mm.

* Fruit charnu extérieurement.

14. *Euphorbia pachysantha* H. Bn.

E. pachysantha 1886, H. Baillon (7). — 1887, J.-G. Baker (12). — 1905, J. Costantin et J. Galland (44). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. monocephala* Bkr. mss.

Arbre de 3-6 m. non charnu, à rameaux cylindriques possédant un latex blanc donnant un coagulum poisseux. Feuilles groupées au sommet des rameaux, lancéolées, atténuées à la base en un pétiole de 1 cm., acuminées au sommet, à limbe de 5-10 2-4 possédant des nervures secondaires perpendiculaires à la nervure principale et à peine visibles. Cyathiums en coupe, jaunâtres, gros (de 1 cm. de diamètre total , le plus souvent solitaires, glabres. *Cyathophylles nulles*. 5 bractées fimbriées au sommet, 4-5 glandes très épaisses, pédicellées, larges, en forme de croissant dont les cornes sont tournées vers le cyathium et constituant dans leur ensemble 4-5 branches rayonnantes. Fleurs mâles réunies en faisceaux entourés chacun d'un involucre fimbrié au sommet. Fleurs femelles à 2 styles aussi longs que l'ovaire, soudés à la base et arrondis au sommet. *Capsule* arrondie *à péricarpe charnu*, constituée par 1-3 le plus souvent 2 coques sphériques de 18 mm. de diamètre environ.

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 4437 !).

Région de l'Est : Bois sur les gneiss à 700 m. Ht. Anosivolu (Mangoro) (Perrier de la Bathie 9658 !) ; vers 400 m. bassin du Mananjary (Perrier de la Bathie 9689 !).

Région du Centre : Imerina (Baron) [16].

Cette espèce est très nettement caractérisée par son fruit en partie charnu, qui n'était pas connu jusqu'ici, par ses glandes épaisses et ses fleurs mâles entièrement enveloppées d'un involucre. Cette Euphorbe serait un véritable *Calycopeplus* au sens où l'entend Planchon (117).

⁑ Fruit entièrement sec.

13. *Euphorbia Pirahazo* H. Jum.

E. Pirahazo 1905 H. Jumelle (82). — 1910 H. Perrier de la Bathie (112) = *E. elastica* H. Jumelle (81) non Pax et Poisson, non Altamirano et Rose.

Arbre de 15 à 30 m. de haut, à écorce s'enlevant facilement. Feuilles caduques, coriaces, groupées au sommet des rameaux, obovales, arrondies à la base, courtement acuminées de 10-15 × 4.2-6, supportées par un pétiole de 1 c. à 1c5. Cyathiums en coupe, unisexués, isolés ou par 2-3, gros. *Pas de cyathophylles* dans les cyathiums adultes. 5 bractées longues, à bord libre fimbrié. 4-5 glandes épaisses, charnues, reniformes, subsessiles, imbriquées sur les bords, jaune d'or. Fleurs mâles avec des bractées laciniées. Cyathium femelle plus petit que le cyathium mâle, mais à glandes à bords plus épais. Ovaire triloculaire à 3 styles distincts rouges. *Capsule* tricoque, *lisse*, ou avec 1-2 carpelles avortés, de la grosseur d'une noisette et surmontée des styles bifurqués. Graines ?

Vernac. *Pirahazo*. (sak.) pira = caoutchouc, hazo = arbre (A. Dandouau (45)).

Madagascar. — *Région de l'Ouest* : Bois rocailleux secs mais aussi quelquefois dans les forêts un peu humides, où l'on trouve une forme portant des feuilles au sommet plus large et plus arrondi mais toujours acuminé. Calcaires de l'Ambongo (Andranomavo, Ankazomalana, Anstirabe, Vilamundo (Perrier de la Bathie 1664 !). Ankinompolo près Ambatomikasina (Ht. Bemarivo) vers 200 m. sur gneiss (Perrier de la Bathie 9756 !). Basaltes et gneiss des plateaux de l'Analamahitso et du Tampoketsa.

L'*E. Pirahazo* se distingue facilement de l'*E. pachysantha* par la forme de sa feuille et la structure de son fruit. Dans la tige de l'*E. Pirahazo*, les laticifères sont très visibles par leur cavité agrandie, tandis que chez l'*E. pachysantha* c'est surtout grâce à leur membrane très épaissie qu'on les reconnait sur les coupes. L'*E. Pirahazo* n'est pas exigeant au point de vue des nécessités chimiques du sol, mais il demande de l'humus et de l'ombre pour se développer dans les premières années. C'est une espèce caoutchoutifère en voie d'extinction sous l'influence des feux de brousse. On trouvera dans les notes de Jumelle (82) et de Perrier de la Bathie (112) tous renseignements techniques relatifs au caoutchouc de Pirahazo.

B). Des cyathophylles au cyathium adulte. Cyathiums petits, à glandes de moins de 5 mm.

I. Glandes du cyathium creusées en gorge.

16. *Euphorbia Antso* nov. sp.

Arbre de 5-15 m. à écorce cendrée, lisse. Feuilles caduques, elliptiques lancéolées aiguës, mucronées, de 6-9 1-1,5, atténuées à la base, réunies à l'extrémité des rameaux. Inflorescence entourée d'une rosette de 5-8 bractées et d'abord constituée par un seul cyathium sessile puis par 3-5 cyathiums pédicellés se développant après la chute du cyathium médian. Cyathium doliiforme unisexué de 1cm à pédicelle velu. *Cyathophylles* 2 fois longues comme le cyathium, *triangulaires-lancéolées* aiguës et *recourbées en dehors*. 5 *bractées à extrémités libres couvertes de poils jaune soufre*. 2 *glandes* (ou exceptionnellement 3), larges, rouges, *bilabiées* avec la *lèvre inférieure creusée en gorge*. Fleurs mâles entremêlées de bractées laciniées. Fleur femelle inconnue. Capsule tricoque, sphérique, de 2 cm. à coques non bombées, à paroi épaisse (2 mm.) Graines sphériques lisses de 1 cm. de diamètre, brunes.

Vernac. Antso. Plante connue des Sakalaves qui en redoutent le latex visqueux et caustique.

Madagascar. — *Région de l'Ouest* : Forêt de Maronfondelia près Morondava (Perrier de la Bathie 9843!).

Région du Sud-Ouest : Plateau d'Ampy (Mahafaly) (Perrier de la Bathie 9784!).

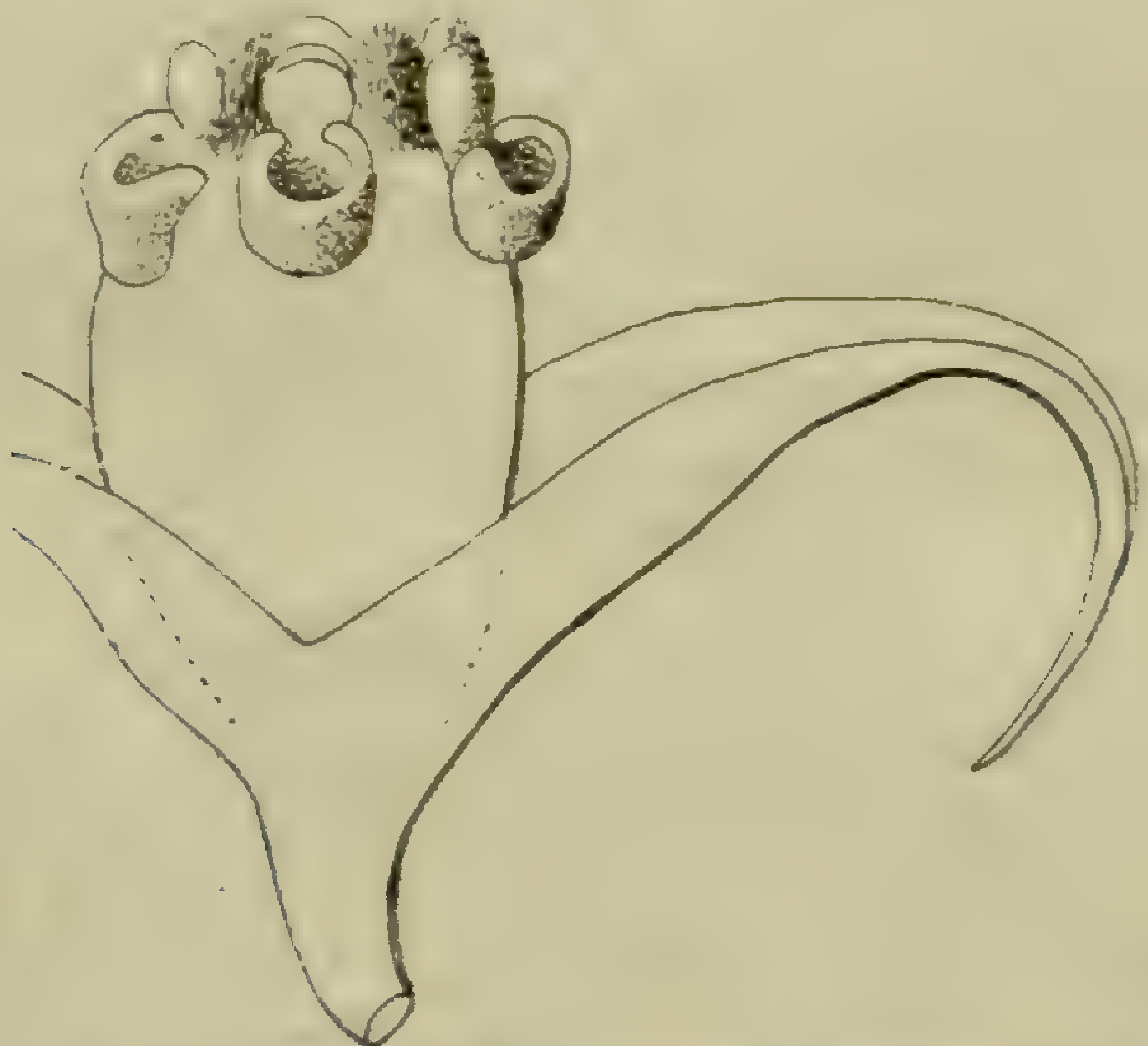


Fig. 7. — Cyathium d'*Euphorbia Antso* nov. sp.

Cette remarquable espèce est très distincte de tous les autres *Goniostema* par la forme de son cyathium et la constitution de ses glandes (fig. 7). Dans la tige, les formations péridermiques entourent une écorce à nombreux cristaux qui présente, dans sa région interne, une zone de laticifères nombreux, à grande cavité et à membrane épaisse. Les cellules de la moelle, arrondies, possèdent aussi des cristaux.

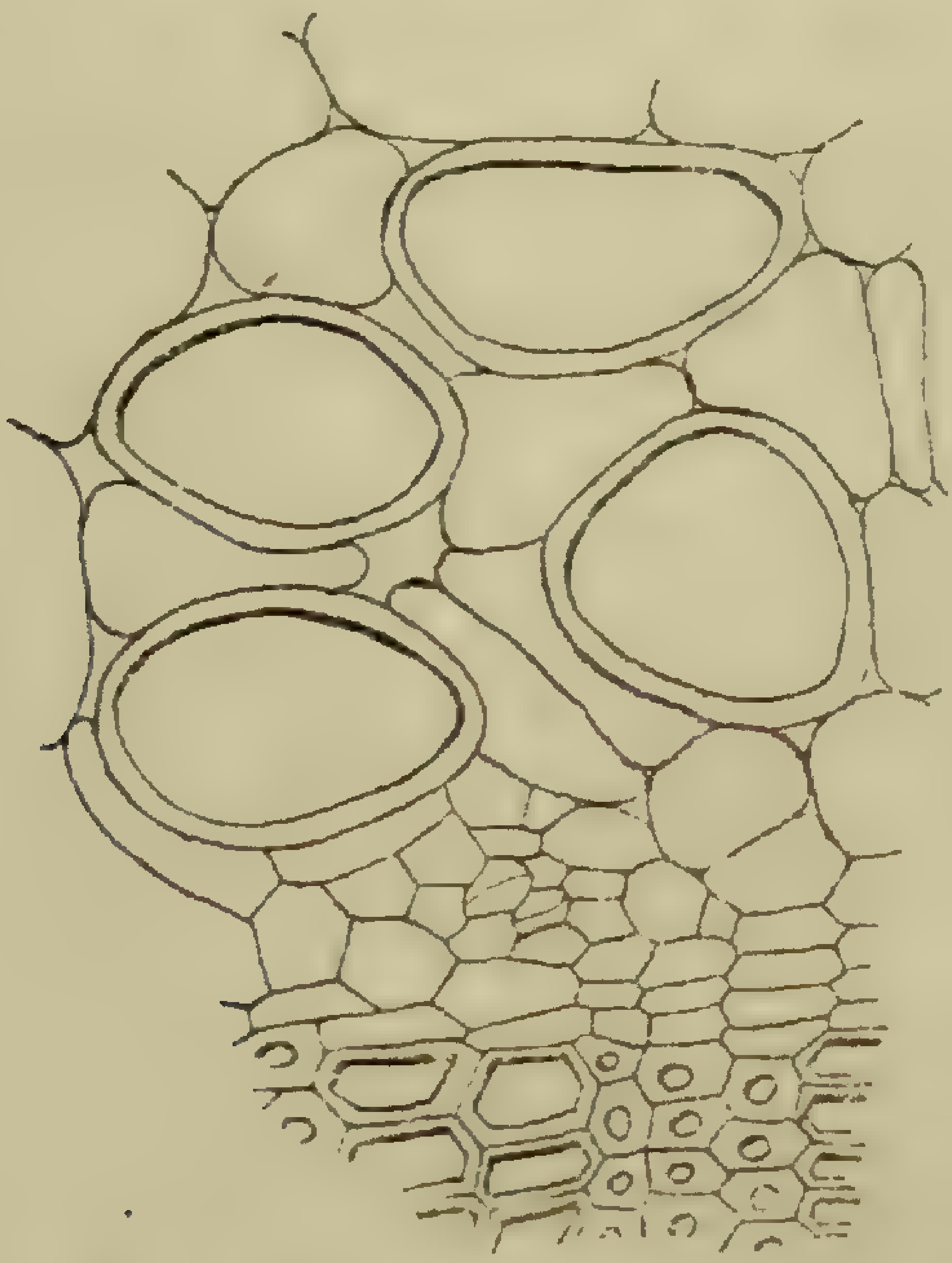


Fig. 8. — Coupe transversale dans la région corticale interne de la tige d'*Euphorbia Antso nov. sp.* (1) montrant les laticifères à large lumière × 130.

II. Glandes du cyathium non creusées en gorge.

A). Fruit profondément trisulqué, à coques plan-comprimées. Feuilles non acuminées, groupées au sommet des rameaux. Cyathiums unisexués.

a) Ombelle. Cyathophylles courtes et étroites.

17. *Euphorbia pyrifolia* Lk.

E. pyrifolia 1786, de Lamarck (86). — 1801, du Petit Thouars (116) et mss, s. d. (114) (115). — 1826, C. Sprengel (136). — 1862, E. Boissier (27). — 1905, R. Baron (16). — 1912, H. Poisson (122) = *E. gracilipes* 1861, H. Baillon (5).

Arbre à rameaux glabres, épaissis au sommet et à cicatrices foliaires groupées à leur extrémité. Feuilles elliptiques, lancéolées, mucroondulées ou non, atténuées à la base mais non acuminées au sommet, de 6-5 × 3-2, glabres. *Cyathiums* unisexués, en coupe ; isolés sur des pédicelles de 0,5-4 disposés *en ombelle*. *Cyathophylles étroites* dépassant à peine et au plus le cyathium, de la pointe. 5 glandes elliptiques oblongues Fleurs mâles peu nombreuses. Styles longuement bifides. Capsule profondément trisulquée, à coques comprimées latéralement avec un angle sur le dos. Graines ovales globuleuses lisses.

---

(1) *Arbor 5-15 m. alta, ramis cinerascentibus lævigatis, foliis elliptico-lanceolatis mucronulatis (6-9 × 1-1,5) ad apicem ramulorum confertis ; cyathiis unisexualis apice adpresse flavido-hirtis, glandulis 2 (rarius 3) appendice concava, rubra ; capsulæ coccis crassis, semine laevi.*

La Réunion. — (Richard !).

Maurice. – (Boivin !) (Commerson !). — Baker [8]. — D'après Baron cette espèce se retrouverait dans les Seychelles, à Ste-Marie de Madagascar et à Nossy-Bé [16].

β) Cyme. Cyathophylles plus grandes.

★ Cyathophylles largement étalées, pétaloïdes.

18. *Euphorbia aprica* H. Bn.

E. aprica 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau ou petit arbre de 1 à 3 mètres, pouvant atteindre jusqu'à 8 mètres, dont le périderme se détache souvent de l'écorce et se plisse. Rameaux épaissis au sommet, à latex blanc, brûlant, toxique, donnant un coagulum poisseux. Feuilles caduques groupées à l'extrémité des rameaux, à limbe membraneux linéaire, lancéolé, aigu, mucroné, de 9-3 × 0,3-1,5, atténué à la base. *Cyathiums* unisexués en coupe, glabres, disposés *en cymes* ramifiées, terminales. *Cyathophylles pétaloïdes*, étalées au sommet (5mm. de large), 5 bractées fimbriées au sommet. 4-5 glandes elliptiques, réniformes, presque contigues. Fleurs mâles avec des appendices déchirés laciniés. Fruit à 3 coques très aplaties latéralement, anguleuses sur le dos, brusquement rétrécies à la base et perpendiculaires au pédoncule.

Madagascar. — *Région du Sambirano :* Rocailles Syénitiques du Loukoubé (Perrier de la Bathie 9930 !). Nossy-Bé (Hildebrandt 3292 !).

Région de l'Ouest : Bois rocailleux calcaires : causse du Ketsa ou Kelifely sur le cours moyen de la Mahavavy (Ambongo) (Perrier de la Bathie 9900 !). Dunes aux environs de Majunga (Perrier de la Bathie 9901 !). — Bois sablonneux : Maintirano (Perrier de la Bathie 9839 !). — Bois sablonneux secs de l'Ambongo, Boina (Perrier de la Bathie 9602 !).

Espèce réputée très toxique chez les Sakalaves par son latex âcre et brûlant.

★ Cyathophylles en languette non étalées.

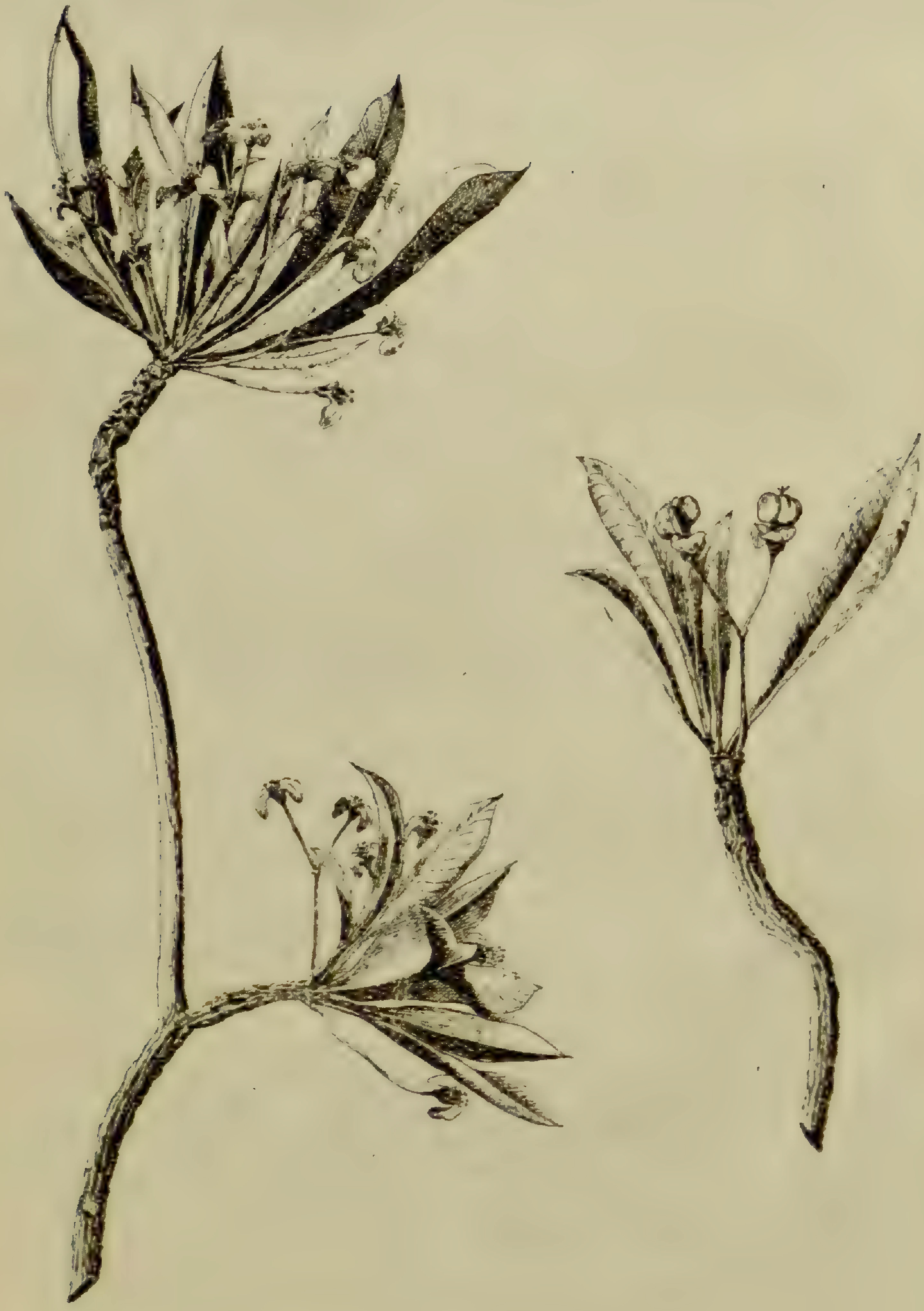


Fig. 9. — *Euphorbia aprica* H. Bn.

19. *Euphorbia betacea* H. Bn.

E. betacea 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. Abbottii* 1894, J. G. Baker (13). — 1894, D. Oliver (103). — 1897, H. Schinz (129).

Arbrisseau à rameaux fistuleux, glabres, lisses, non épaissis au sommet, à cicatrices foliaires terminales. Feuilles groupées à l'extrémité des rameaux, à limbe oblong lancéolé, de 5-10 × 1-3 très mou, finement mucroné au sommet, atténué à la base et brièvement pétiolé. *Cyathiums* en coupe, unisexués, glabres, groupés *en cymes* terminales très ramifiées et hautes. Bractées opposées au niveau des ramifications de la cyme. *Cyathophylles* dépassant le cyathium plus ou moins du bord, en languette étroite mais *non* largement *étalées* en une *lame aplatie*. Fleurs mâles nombreuses. Fleurs femelles à styles libres dans leur moitié supérieure et bifides au sommet. Capsule *très profondément* trisulquée, à coques aplaties latéralement et à bord inférieur rétréci à la base et perpendiculaire au pédoncule. Graine lisse et fovéolée.

Comores. — (Humblot 348).
Aldabra. — Dr Abbott.

L'*E. betacea* est voisin de l'*E. aprica* dont il diffère par l'étroitesse plus marquée et la brièveté de ses cyathophylles et par ses feuilles généralement plus grandes.

La description de l'*E. Abbottii* Bkr. et sa représentation montrent que cette espèce est inséparable de l'*E. betacea*.

B) Fruit non trigone, à coques non comprimées latéralement.

○ Cyathophylles très courtes, v. p. 54.

○ Cyathophylles grandes, largement étalées, quelquefois pétaloïdes.

I : Cyathium hermaphrodite à 6 glandes et 6 bractées.

20. *Euphorbia hexadenia* nom. nov.

E. daphnoides 1886, H. Baillon (7) non Balf. f. (14). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau de 0m, 5 glabre, non charnu. Feuilles éparses à limbe oblong, spatulé, rhomboïdal, glauque, coriace, obtus au sommet, atténué à la base, *Cyathiums hermaphrodites* en cymes peu rameuses. *Cyathophylles pétaloïdes* larges, dépassant beaucoup le cyathium, aplaties au sommet et rouges. 6 *bractées* fimbriées alternant avec 6 glandes petites elliptiques. Fleurs mâles en petit nombre. Styles soudés dans leur moitié inférieure, libres au sommet, bifides et terminés par un stigmate arrondi. Fruit inconnu.

Madagascar. — *Région du Centre :* Ambavatoby (Hildebrandt 3333 !). Côte N.-O. Baron [16].

J'ai dû changer le nom de « daphnoides » qui avait été employé 10 ans avant, par Balfour, pour une endémique de Rodriguez. Il y a dans le cyathium de l'*E. hexadenia* une bractée et une glande surnuméraires. Cette particularité n'avait pas été observée par Baillon.

2. Cyathium hermaphrodite ou unisexué, à 5 glandes ou moins et 5 bractées.

△ Cyathiums en ombelle tous unisexués.

21. *Euphorbia erythroxyloides* Bkr.

E. erythroxyloides 1884, J. G. Baker (10). — 1886, H. Baillon (7). — J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122) = *E. Commersonnii* H. Bn. Scott Elliott emend (61).

Arbrisseau à entre-nœuds non renflés au sommet. Feuilles persistantes, ovales ou oblongues, de 5-1,5 × 2,5-1, obtuses ou aiguës au sommet, non acuminées, pétiolées. *Cyathiums*, en coupe *unisexués*, glabres, groupés par 3-8 *en ombelle* sur des pédoncules glabres de 8 mm. environ. *Cyathophylles* dépassant le cyathium et *nettement étalées* au sommet. 5 glandes elliptiques, charnues. Fleurs mâles peu nombreuses avec des appendices déchirés. Styles courts, aussi longs que l'ovaire, libres et arrondis au sommet. Fruit tricoque, à angle saillant, subcaréné sur le dos de chaque coque.

Vernac. Betondrandra (a) Fandefana (b) Matahotrantsy (h) A. Dandouau. (45).

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 1223 ! 2868 !) (R. P. Campenon).
Région de l'Est : Fort Dauphin (Scott Elliot 2594 !).
Région du Centre : Analamazoatra (Meller). — Betsitra près Analabé (district d'Anzojorobé) (d'Alleizette 586).
Région de l'Ouest : Bois rocailleux calcaires aux environs d'Andranomavo (Ambongo) (Perrier de la Bathie 9904 !).

△ Cyathiums hermaphrodites non en ombelle.

— Cyathiums solitaires ou par 3 : les médians sessiles mâles, les latéraux pédonculés hermaphrodites : ces derniers séparés des cyathophylles par un long entre-nœud. Plante plus ou moins crassulante.

22. *Euphorbia orthoclada* Bkr.

E. orthoclada 1887, J. G. Baker (12). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16) — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122) = *E. lohaensis* 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122) = *E. vepretorum* 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122) = *E. cynanchoides* 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau décombant, jamais très ligneux, *longtemps crassulant*. Feuilles alternes, plus ou moins charnues, de forme et de grandeur variables, caduques : celles des rameaux jeunes de 8 × 1,5 et lancéolées aiguës, celles des rameaux âgés de 1,4 × 1 et cunéiformes arrondies ou obovales courtes. Cyathiums soit groupés par 3-6 au sommet des rameaux, soit plus rarement solitaires à l'aisselle des feuilles. Inflorescence terminale portant à la base un verticille de 3-5 feuilles comprenant un cyathium médian, mâle, gros, sessile, accompagné de cyathiums latéraux, hermaphrodites, plus petits, longuement pédonculés, le tout porté sur un pédoncule à petites feuilles à languette. Cyathium médian nu, se développant le premier, à 5 glandes charnues arrondies, à bords plus ou moins ondulés, brièvement pédicellés et se recouvrant sur les bords tout autour. Cyathiums latéraux accompagnés de cyathophylles 0,5-1,2 × 0,7-1,5 en coin ou arrondies à la base et séparées de la base du cyathium par un entre-nœud. 4-5 glandes elliptiques, concaves à bords crispés, charnues, substipitées. Fleurs mâles assez nombreuses, à languettes fimbriées. Fleur femelle à styles soudés dans leur moitié inférieure, libres et bifides au sommet. Fruit tricoque, lisse, arrondi sur le dos, de 1 cm. de diamètre à 8 mm. de haut, à sillons marqués, surmonté de 3 styles bifides persistants. Graines grandes, quadrangulaires, lisses, à petit caroncule.

Vernac. Tranonkary (h) A. Dandouau (45).

Madagascar. — *Région du Centre :* Cheire basaltique de Betafo (Baron [illegible]!) (Perrier de la Bathie 9684! 9846! 12891!). — Pentes nord du pic de Vohimalaza près Betafo vers 1600 m. (R. Viguier et H. Humbert 1877!).

Ambato mena Loha (Grandidier 76!). Mont Ambohibato (Grandidier!).

Publié le 30 juin 1887, l'*E. orthoclada* avait été présenté à la séance de la Linnean Society le 18 novembre 1886. Il est certainement antérieur à l'*E. lohaensis* présenté à la Société Linnéenne de Paris le 2 mars 1887. La description de Baker est plus complète que celle de Baillon et d'autre part le mot de lohaensis ne signifie rien. Toutes ces raisons font que je conserve le binôme de Baker et n'admets celui de Baillon que comme synonyme, bien qu'il ait été, *peut-être*, imprimé avant. Au point de vue anatomique, l'*E. orthoclada* se fait remarquer par sa très faible lignification. Les tiges restent longtemps charnues et peu vascularisées comme les Euphorbes de la section Tirucalli (fig. 10). Le stéréome n'apparaît que tard : il est limité à des amas supra-libériens faiblement lignifiés.

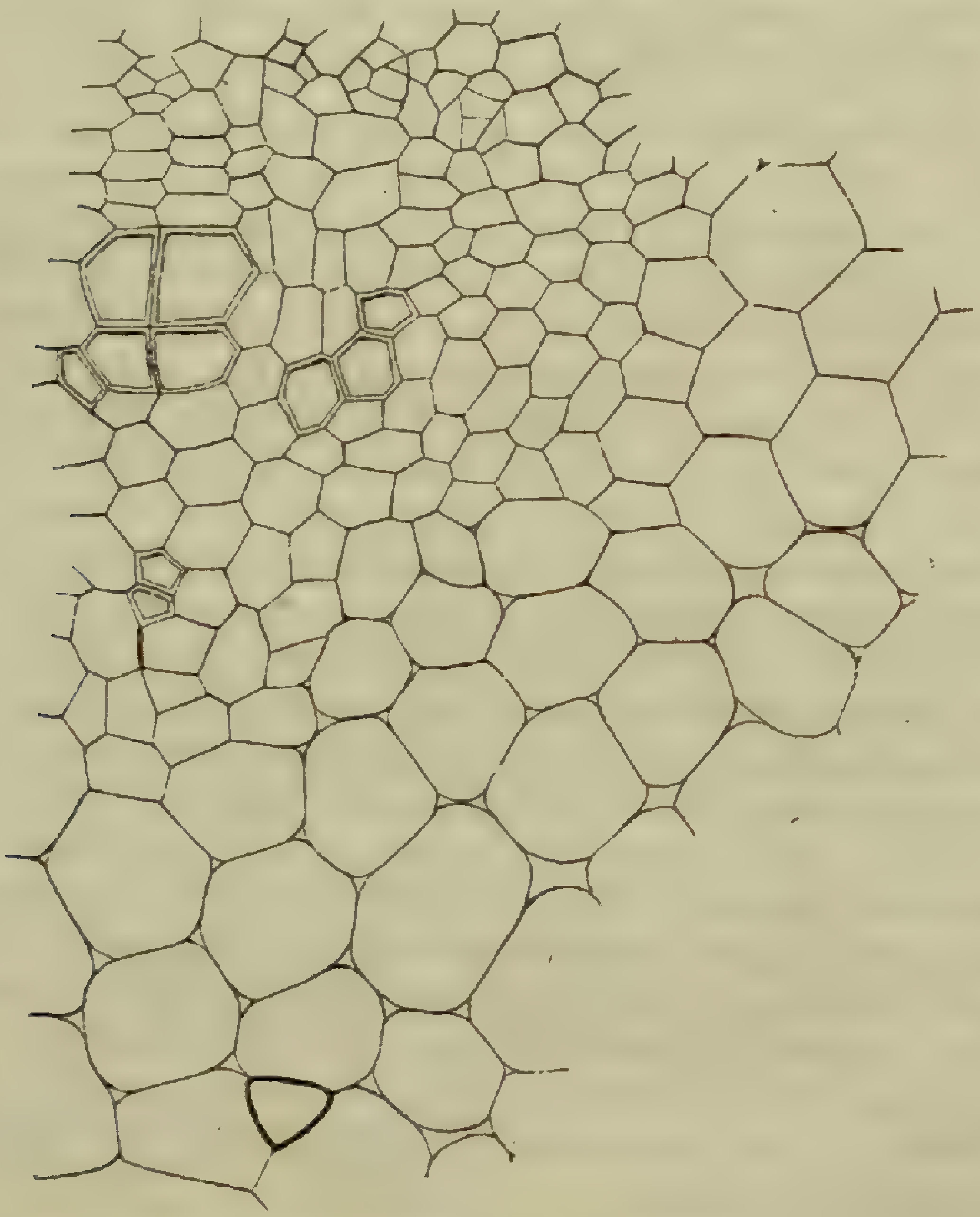


Fig. 10. — Faisceau libéro-ligneux d'une tige adulte d'*Euphorbia orthoclada* Bkr. montrant la lignification des tissus. × 200.

L'*E. vepretorum* type se confond avec l'*E. orthoclada* Bkr. Les différences qui séparent l'*E. cynanchoides* sont insignifiantes et rentrent dans le cadre des variations de l'*E. orthoclada* Bkr. Je réunis ces deux formes à l'espèce de Baker.

— Cyathiums tous hermaphrodites et en cyme. Plantes non crassulantes.

⊠ Un entre-nœud entre cyathiums et cyathophylles. Feuilles éparses, caduques.

23. *Euphorbia daphnoides* Bal. fils.

E. daphnoides 1877, J. B. Balfour (14). — 1877, Baker (8).

Arbrisseau à rameau ligneux, présentant des cicatrices foliaires éparses. Feuilles caduques, éparses, mais surtout réunies à l'extrémité des rameaux, de 6-7cm. 8 mm., à limbe révoluté, coriace, glabre, longuement elliptique, arrondi au sommet et mucroné, un peu atténué à la base en un pétiole court. Cymes réunies en groupe terminal, à pédoncules ligneux, un peu ramifiés, pourvus au niveau des ramifications de *larges bractées arrondies, orbiculaires, coriaces, opposées* de 8-18 8-15, à bords révolutés, *palminerves. Cyathiums* hermaphrodites, atténués à la base, glabres, *séparés des cyathophylles* grandes de 8 5 arrondies aiguës, plus ou moins caduques, *par un court entre-nœud.* 5 bractées à lobes courts fimbriés. 5 glandes, grandes, contiguës, elliptiques, largement et brièvement pédonculées. Bractées des fleurs mâles déchirées laciniées. Capsule glabre, trisulquée, à coques carénées de 4 mm. de diamètre et 3 mm de haut. Graine?

Rodriguez. — Dr B. Balfour (vid. ic. ex Brit. Mus. et herb. kew.).

• Pas d'entre-nœud entre cyathium et cyathophylles. Feuilles groupées au sommet, persistantes.

γ Feuilles obovales spatulées.

24. *Euphorbia Commersonii* (H. Bn.) nob. em. non Scott. Elliot.

E. Commersonii, 1886, H. Baillon (7). — 1893, F. Scott Elliot (61) = *E. pyrifolia* Lk. p. pte ex Baillon 1861, (5) = *E. spatulata*, mss. herb. Commerson nec Lamk.

Arbrisseau à rameaux un peu charnus, épaissis au sommet, à cicatrices foliaires terminales. Feuilles persistantes, groupées au sommet des rameaux ou éparses sur les extrémités jeunes, à *limbe obovale*, spatulé, arrondi au sommet, coriace, à bord révoluté, à nervures secondaires parallèles mais mal visibles, pétiole de 0,5 ou moins. Cyathiums en coupe, hermaphrodites, glabres, en cymes ramifiées. Bractées opposées au niveau des ramifications de la cyme. *Cyathophylles pétaloïdes*, blanches, étalées au sommet. 5 bractées. 5 glandes elliptiques se touchant par les bords. Fleurs mal connues. Capsules globuleuses, à angle fin sur le dos, lisses. Graines à petits tubercules disposés sans ordre.

Madagascar. — *sin. loc.* (Commerson !).
Région de l'Est : Province de Mananjary, zone côtière (Geay 7073 ! 7533 ! 8070 !).

Grâce aux échantillons de Geay, j'ai pu compléter la diagnose très vague de Baillon donnée sur un échantillon fort insuffisant qu'il rapportait, une vingtaine d'années avant, à l'*E. pyrifolia* Lk. Scott Elliot a complété la diagnose de Baillon sur des échantillons recueillis à Fort Dauphin mais qui n'appartiennent visiblement pas à cette espèce. L'*E. Commersonii* est très voisin de l'*E. Thuarsiana* duquel il ne se distingue que par ses feuilles obovales.

γ Feuilles elliptiques lancéolées.

25. *Euphorbia Thuarsiana* H. Bn.

E Thuarsiania 1861, H. Baillon (5). — 1862, E. Boissier (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau à rameaux grêles non epaissis au sommet. Feuilles persistantes, groupées au sommet des rameaux, à *limbe elliptique lancéolé*, obtus au sommet, atténué au sommet et à la base, de 10-12 2-4, à bord légèrement révoluté et à nervures secondaires peu ou pas visibles, pétiole de 0,5 à 1cm. 5. Cyathiums en coupe hermaphrodites, glabres, en cymes ramifiées. Bractées opposées au niveau des ramifications de la cyme. *Cyathophylles petaloides* blanches, étalées au sommet (8 mm. de large et mucronées. 5 bractées. 5 glandes elliptiques, courtement pédicellées, se touchant à peine sur les bords. Fleurs mâles peu nombreuses. Styles grêles, soudés dans la moitié de leur longueur, bifides au sommet qui est arrondi. Capsule ovale trisulquée, à côtes arrondies sur le dos. Graine à petits tubercules disposés sans ordre.

Madagascar. — *sin. loc.* (du Petit Thouars !).
Région de l'Est : Bois sur la côte. Soanierana (Perrier de la Bathie 9711 !) Manambato (Decary !).

O Cyathophylles en écaille ou plus grandes (moins de 5 mm.) ni étalées, ni pétaloïdes, dépassant le cyathium, au plus de leur pointe.

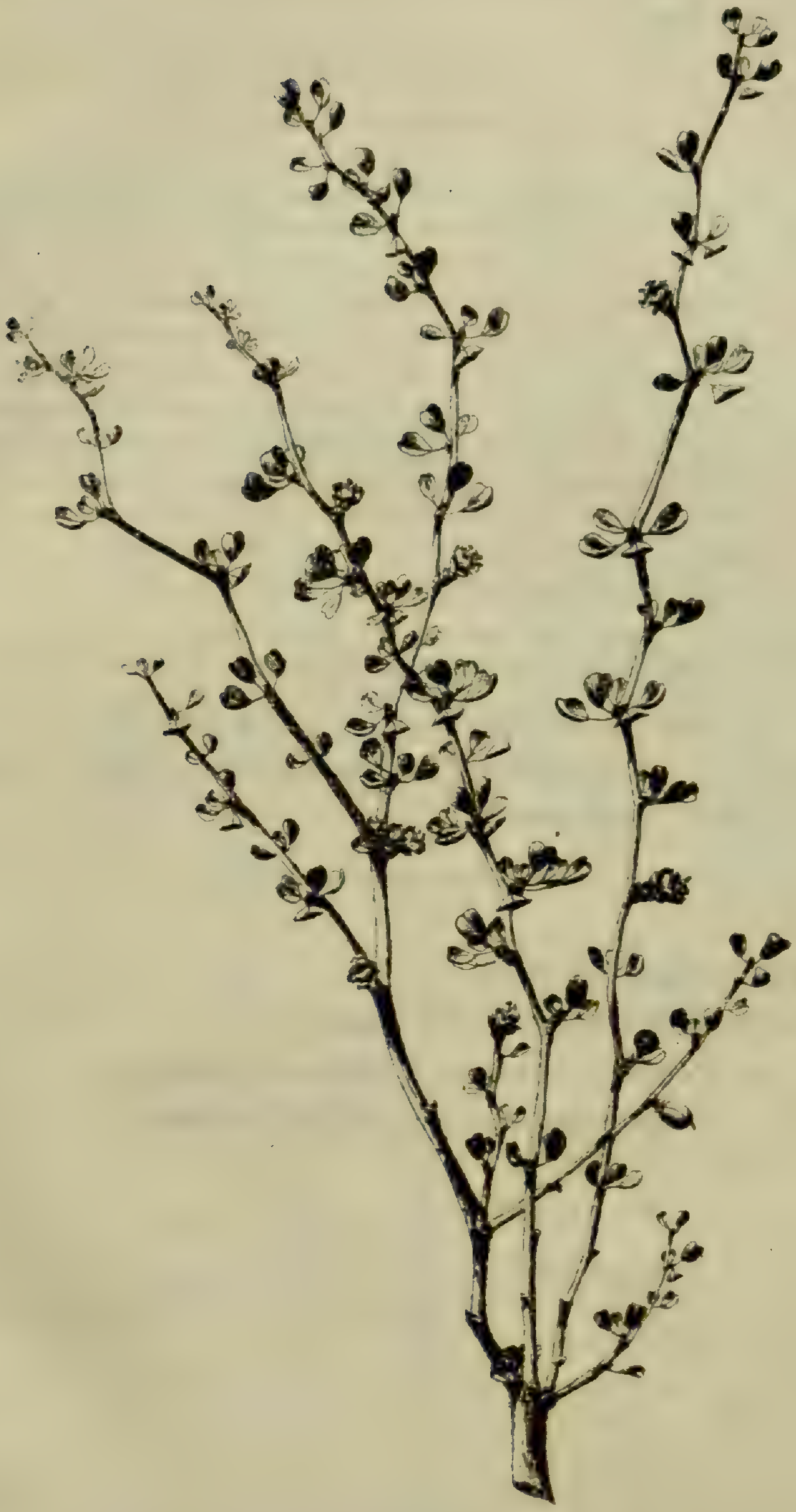


Fig. 11. — *Euphorbia obcordata* nov. sp.

1. Cyathiums hermaphrodites, solitaires. Feuilles très petites, obcordées.

26. *Euphorbia obcordata* nov. sp.

Arbuste de 1-2 m. à rameaux nombreux, ascendants, très rameux, en zig-zag, à latex blanc donnant un coagulum visqueux. *Feuilles* petites, de 3 mm. de diamètre, *obcordées*, avec un pétiole de 2-3 mm., réunies par petits groupes de 3-5 à l'extrémité des ramifications de la tige, à limbe sans nervures apparentes, présentant une bordure rouge tout autour. Cyathiums hermaphrodites, petits, isolés, glabres. Cyathophylles très courtes, scarieuses, membraneuses et poilues sur les bords. 5 bractées. 5 glandes se touchant aux bords. Fleurs mâles en très petit nombre. Fleur femelle surmontée de 3 styles soudés dans leur moitié inférieure et bilobés au sommet. Fruit tricoque, sec, à incisions à peine marquées, à coques faiblement anguleuses sur le dos.

Madagascar. — *Région du Sud-Ouest :* Sur les calcaires jurassiques du bassin de l'Onilahy (Perrier de la Bathie 9785 !).

Espèce bien particulière par ses feuilles obcordées, en glomérule, et ses cyathiums hermaphrodites isolés, à courtes cyathophylles scarieuses.

2. Cyathiums unisexués non solitaires. Feuilles non obcordées.

= Fruit lisse, tricoque.

§ Feuilles groupées. Cyathiums glabres.

* Feuilles caduques. Rameaux épaissis. Cyathiums isolés ou par 3 et alors en cymes.

27. *Euphorbia physoclada* Boiss.

E. physoclada 1860, E. Boissier (26). — 1862, id. (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau ou petit arbre de 3-4 m., à rameaux dichotomes ou verticillés, lisses. Entre-nœuds renflés à la partie supérieure et portant

---

(1) *Frutex 1-2 m. altus, ramosus, foliis minutis (3 mm. diam.) obcordatis ad apicem ramulorum confertis ; cyathiis hermaphroditis solitariis, sessilis ; cyathii foliis scariosis ; cyathii glandulis traverse ovatis 5 ; stylis 3 inferne coalitis apice bilobatis ; capsulæ 3-coccis obscure carinatis.*

de nombreuses cicatrices au sommet. Latex blanc clair à coagulum poisseux. Feuilles réunies au sommet, caduques, à limbe ovale-olong ou spatulé, aigu ou acuminé au sommet et atténué à la base, de 15,5-6,5 5,3-3,1 avec un pétiole de 1-3 cm de long. *Cyathiums* en coupe, unisexués, petits, glabres, *isolés* ou *réunis en petites cymes de 3, disposées par groupes de* 5-7 au sommet des rameaux. Cyathiums axillaires des cymes, sessiles, les autres pédonculés. Cyathophylles dépassant plus ou moins le cyathium du bord mais jamais largement étalées (2 mm. au plus). 5 glandes arrondies, vert-jaunâtre, alternant avec les 5 bractées fimbriées au sommet. Fleurs mâles à filet légèrement velu, avortant presque toutes sauf 2-4 à appendices fimbriés. Cyathiums femelles solitaires, avec un ovaire surmonté de 3 styles soudés à la base et libres et bilobés au sommet. Fruit de 6 mm. × 6 mm. à coques un peu anguleuses sur le dos, surtout à la base et piquetées de points violacés. Graine à très fines aspérités invisibles à l'œil nu et à petite caroncule.

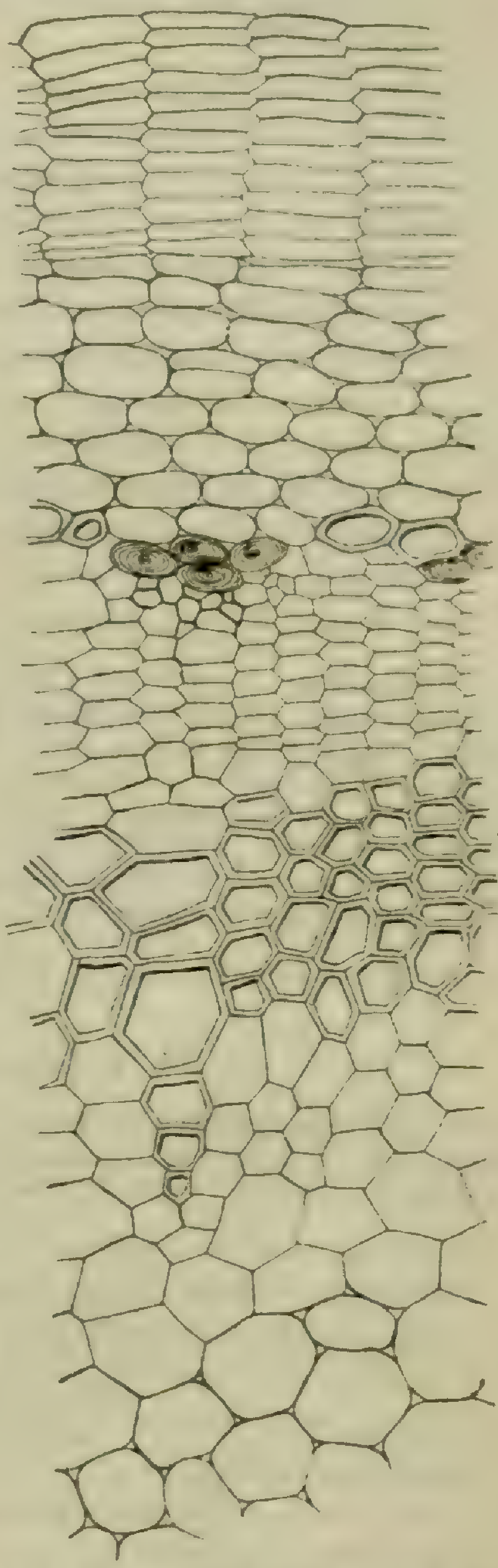


Fig. 12. — Coupe transversale dans une tige d'*Euphorbia physoclada* Boiss. × 90 : fibres en amas péricycliques. Type structural général des *Goniostema*.

Madagascar. — *sin. loc.* (Boivin 2649 !).

Région de l'Ouest : Côte N. W. (teste Baron). — Antsirana (Decary). — Mt Bemarivo 700 m. à Ankinompobe (Perrier de la Bathie 9530 ! et 11716 !) et 800 m. à Analamahitsa dans les bois rocailleux (Perrier de la Bathie 9552 !). — Bois sablonneux secs de l'Ambongo (Perrier de la Bathie 1110 !). — Morondava (Greve 219 !).

Comores. — Mayotte (Boivin ! Baron 16).

Maurice. — Commerson !

⁂ **Feuilles persistantes. Rameaux non épaissis au sommet. Cyathiums isolés ou en ombelle.**

28. *Euphorbia Boivini* Boiss.

E. Boivini. 1862, E. Boissier (37). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (44). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau à rameaux vert-grisâtre, lisses, non renflés au sommet, donnant un latex blanc à coagulum poisseux, à cicatrices foliaires groupées aux extrémités des rameaux jeunes. Feuilles persistantes, vert-noir en dessus, plus claires en dessous, peu épaisses, à limbe obovale acuminé au sommet et longuement atténué à la base de 170-40 × 45-22 et avec un pétiole de 1 à 2^{c},5. Les feuilles terminales sont petites, arrondies, acuminées. *Cyathiums* en coupe, unisexués, glabres, *disposés en ombelle ou isolés.* Cyathophylles courtes, étroites, atteignant de leur pointe le rebord du cyathium. Cyathium mâle de 5^{mm}5, cyathium femelle de 2^{mm}5. 5 glandes elliptiques se touchant presque du bord. Capsule stipitée, pubérulente rougeâtre, à coques peu aplaties, avec un angle dorsal saillant, le tout surmonté par les 3 styles bifides.

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 2326 ! 2585 !).

Région de l'Est : Ste-Marie de Madagascar, forêt de Tafondrou (Boivin 1882^{4} !). — Bois 200 m. alt. prov. Simiana (Perrier de la Bathie 9710 !). Endroits humides des bois près la rivière Anove (Perrier de la Bathie 9692 !).

Région du Sambirano : Bois sur les grès liasiques. Massif de Manongarivo (Perrier de la Bathie 9944 !). — Nossy Bé (Boivin 2175^{2}).

Région du Centre : Bois rocailleux sur les gneiss vers 1000 m. Mt Bemarivo (Perrier de la Bathie 9529 !).

§ Feuilles éparses. Cyathiums velus.

29. *Euphorbia Mancinella* H. Bn.

E. Mancinella 1886, H. Baillon (7). — 1887, J. G. Baker (12). — 1893, F. Scott Elliot (61). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (44). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122) = *E. phanerophlebias* Bkr. mss.

Arbre non charnu, glabre, à *rameaux noueux, jaune brunâtre.* Feuilles éparses, oblongues lancéolées, acuminées au sommet, à nervures très marquées, de 9-6 × 3-2,5. Cyathiums unisexués, isolés ou par 2, velus, sur des pédicelles velus. Cyathophylles dépassant à peine de la pointe le bord du cyathium. 5 glandes ne se touchant pas par les bords. Styles soudés dans leur tiers inférieur, libres au dessus, bifides au sommet. Fruit (non mûr) globuleux, glabre, de 1 cm. environ.

Madagascar. — *sin. loc.* (Commerson !) (Baron 4442 !).

Région de l'Est : près Fort Dauphin (Baron [16]).

Espèce peu connue au point de vue morphologique et géographique.

= Fruit muriqué ou appendiculé, non lisse, bicoque.

I. Fruit échiné. Pétiole et jeunes rameaux velus.

30. *Euphorbia Pervilleana* H. Bn.

E. Pervilleana 1861, H. Baillon (5). — 1886, id. (7). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105).

Arbrisseau à feuilles alternes, à limbe noir luisant en dessus, brun mat en dessous sur le sec, elliptique lancéolé, arrondi, aigu ou acuminé au sommet, en coin à la base de 5.5 × 2 avec un pétiole pubescent de 5-8 mm. de long. Jeunes rameaux poilus. Cyathiums unisexués, en coupe, solitaires ou en petits glomérules, couverts de poils blancs surtout à l'extrémité. Cyathophylles courtes et étroites, terminées en pointe. 4-5 glandes arrondies, petites, alternant avec 5 bractées à extrémités libres tronquées, fimbriées au bord. Fleurs mâles avec des appendices laciniés. *Ovaire muriqué à la base*, glabre et atténué au sommet surmonté de styles glabres entiers, soudés à la base. Capsule globuleux de 7 mm. muriquée jusques et non compris le sommet qui est glabre et atténué.

Madagascar. — *Région de l'Ouest :* Ambongo (Pervillé 636 !).

Cette rare mais authentique espèce d'Euphorbe avait été exclue de ce genre par Boissier (27), je ne sais pour quelles raisons. Depuis l'époque du Prodrome, les auteurs ont accepté la décision de Boissier sans la contrôler. Il est juste de faire figurer dans cette révision l'*E. Pervilleana,* qui se place à côté de l'*E. tetraptera* par son fruit orné.

2. Fruit non échiné. Pétiole et jeunes rameaux glabres.

● Cyathiums poilus. Fruit gros, à 8 plis supérieurs obscurs. Feuilles caduques.

31. *Euphorbia adenopoda* H. Bn.

E. adenopoda 1861, H. Baillon (5). — 1862, E. Boissier (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122) = *E. sapiifolia* 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbre ou arbuste de 2-6 mètres à écorce verte. Latex blanc verdâtre poisseux. Feuilles éparses, caduques, à limbe longuement lancéolé, acuminé au sommet, rarement oblong acuminé de 12-4 × 2-4 à bords un peu révolutés, avec un pétiole de 1-1.5 de long. Cyathiums en coupe, dioïques, velus, réunis en cymes plus ou moins dichotomes à pédoncules velus. Cyathophylles courtes et étroites dépassant tout au plus de la pointe le rebord du cyathium. 5 bractées ovales, pectinées-dentées, poilues. 2-5 glandes orbiculaires ou brièvement elliptiques épaisses, concaves et ponctuées. Fleurs mâles peu nombreuses. Fleur femelle biloculaire surmontée de 2 styles courts, incisés. *Capsule* bicoque, de $2^{cm},5$ de long, $1^{cm},5$ de large et 2 cm. de haut, *obscurément plissée* et surmontée des 2 styles bifurqués.

Madagascar. — *Région du Sambirano :* Nossy-Bé. Crêtes du Loukoubé (Boivin !). Ambavatoby (Hildebrandt 3308 !). — District d'Ambongo, bassin du Zangoa (Perrier de la Bathie 9927 !).

Région de l'Ouest : Bois secs sur les gneiss, environs d'Ampasimentera (Perrier de la Bathie 9591 !). — Bois rocailleux sur les terrains primitifs, bords du Besafotra (Perrier de la Bathie 1027 !).

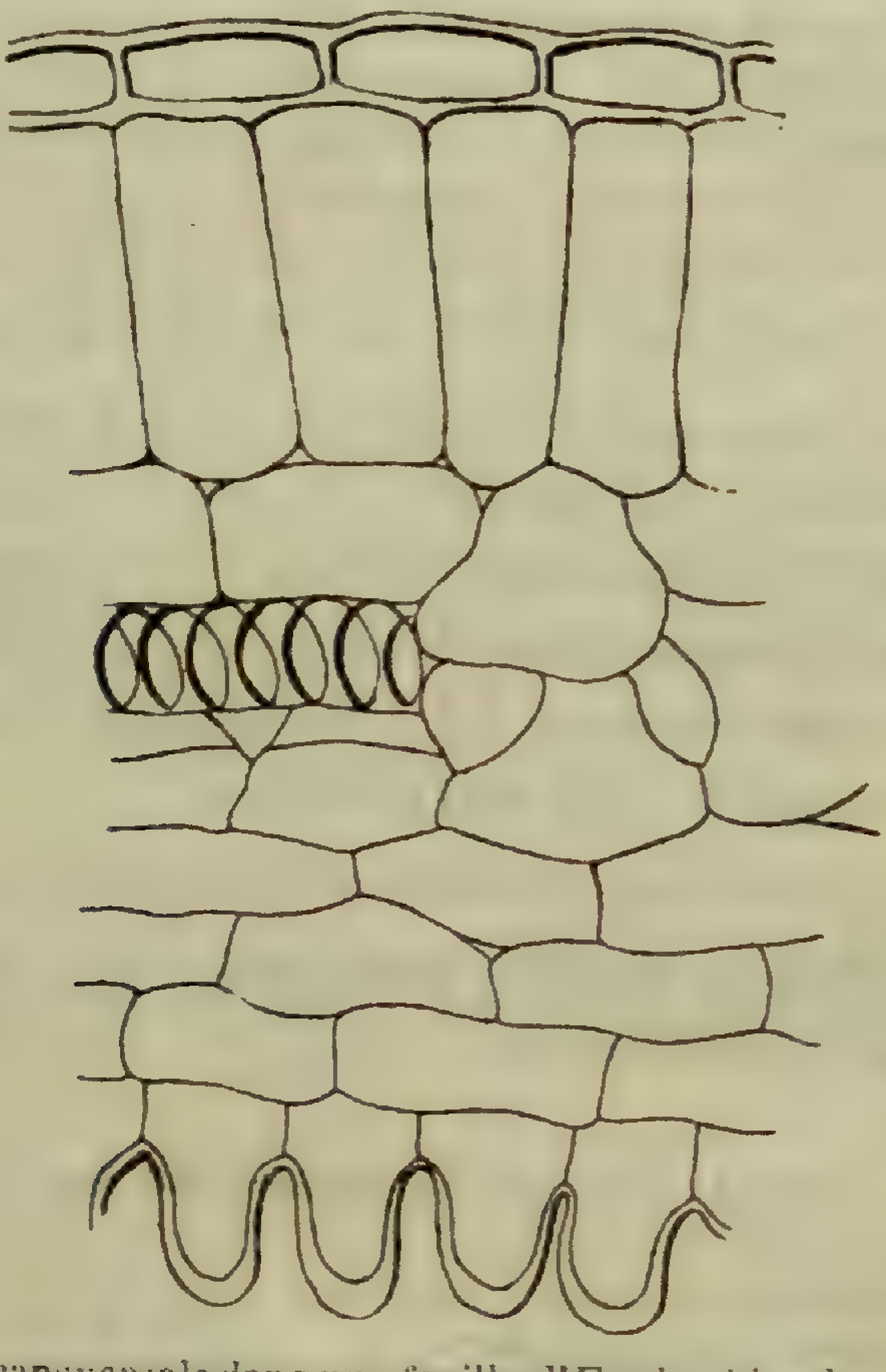


Fig. 13. — Coupe transversale dans une feuille d'*Euphorbia adenopoda* H. Bn. × 210 Épiderme inférieur papilleux.

Le degré de ramification de la cyme paraît très variable dans cette espèce, aussi bien que le nombre de glandes. Le type (sub. nom. *E. sapiifolia* Hildebrandt 3308) a une cyme mâle très rameuse et 4-5 glandes au cyathium. L'échantillon de Perrier de la Bathie 1027 a 3 glandes et une cyme beaucoup plus petite. Il y a 2 glandes seulement dans les cyathiums du n° 9591 de Perrier de la Bathie. Le n° 1027 du même botaniste a une toute petite cyme femelle très peu ramifiée. Je ne crois pas cependant que ces formes distinctes constituent des espèces différentes. On se trouve devant un phénotype spécifique complexe. L'*E. adenopoda* type a visiblement les feuilles éparses et non pas groupées au sommet des rameaux comme l'indiquent Costantin et Gallaud (41). Il est impossible de séparer l'*E. adenopoda* de l'*E. sapiifolia*.

Tout ce groupe de plantes est très difficile à étudier : les cyathiums, les fruits et les feuilles apparaissent successivement, en outre ce sont des espèces dioïques. Ceci explique qu'on se trouve souvent en présence d'échantillons incomplets.

● Cyathiums glabres ou velus seulement à l'extrémité libre des bractées. Fruit plus petit, à 4 ailes. Feuilles persistantes.

32. *Euphorbia tetraptera* Bkr.

E. tetraptera 1885, J. G. Baker (11). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbustes de 2-3 mètres, glabre, non charnu. Feuilles persistantes éparses, à limbe oblong acuminé, deltoïde à la base, glabre, coriace, révoluté sur les bords, de 8-5 × 2,5-1,5. Cyathiums en coupe, unisexués, petits, glabres, réunis en cymes ramifiées. Cyathophylles courtes, à pointe dépassant au plus le cyathium. 5 glandes orbiculaires, entières, alternant avec l'extrémité des bractées, souvent poilue au sommet. Fleurs mâles, très peu nombreuses, mêlées à des appendices fimbriées, laciniés. Ovaire le plus souvent biloculaire surmonté des styles courts émarginés. *Capsule* bicoque de 1^{cm},5 de long sur 1 cm. de haut et 8 mm. de large, surmontée des 2 styles bifurqués, *portant 4 ailes bien développées* et deltoïdes à la partie supérieure.

Vernac. Samata (b). — A. Dandouau (45).

Madagascar. — *sin. loc.* R. P. Campenon (Serv. Col^{es} 103).

Région du Centre : Baron 2775 (!) 3037 (!). — Forêt de l'Analamazoatra R. Viguier et H. Humbert 827 (!). — Thouvenot 103 (!). — Perrier de la Bathie 9647 (!) 9740 (!) 9743 (!). — (gouv. Mad. 47 (!).

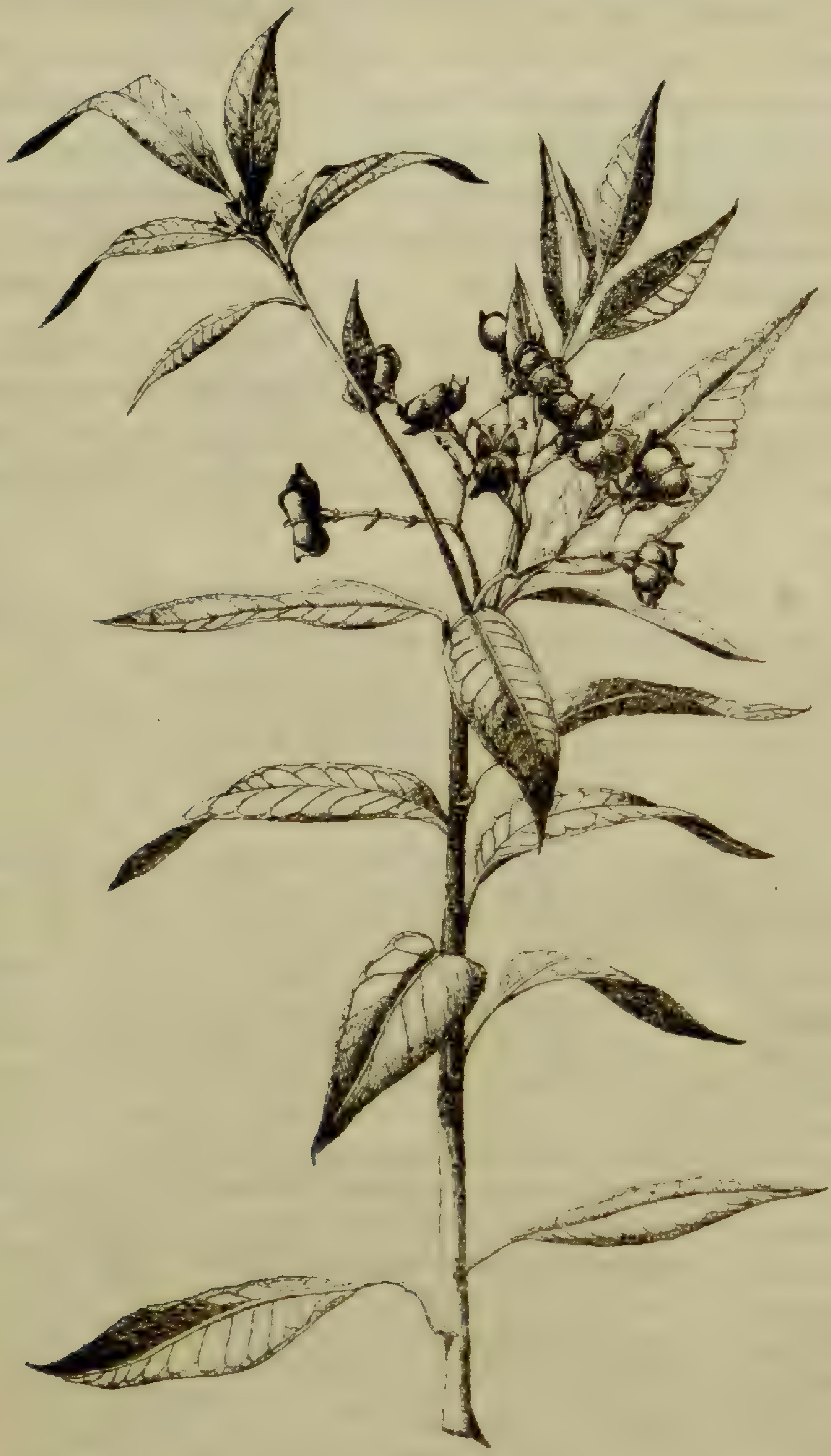


Fig. 14. — Rameau d'*Euphorbia tetraptera* Bkr. en fruits.

Région de l'Est : Fort Dauphin (d'Alleizette 1516), où il est peut-être descendu du Centre.

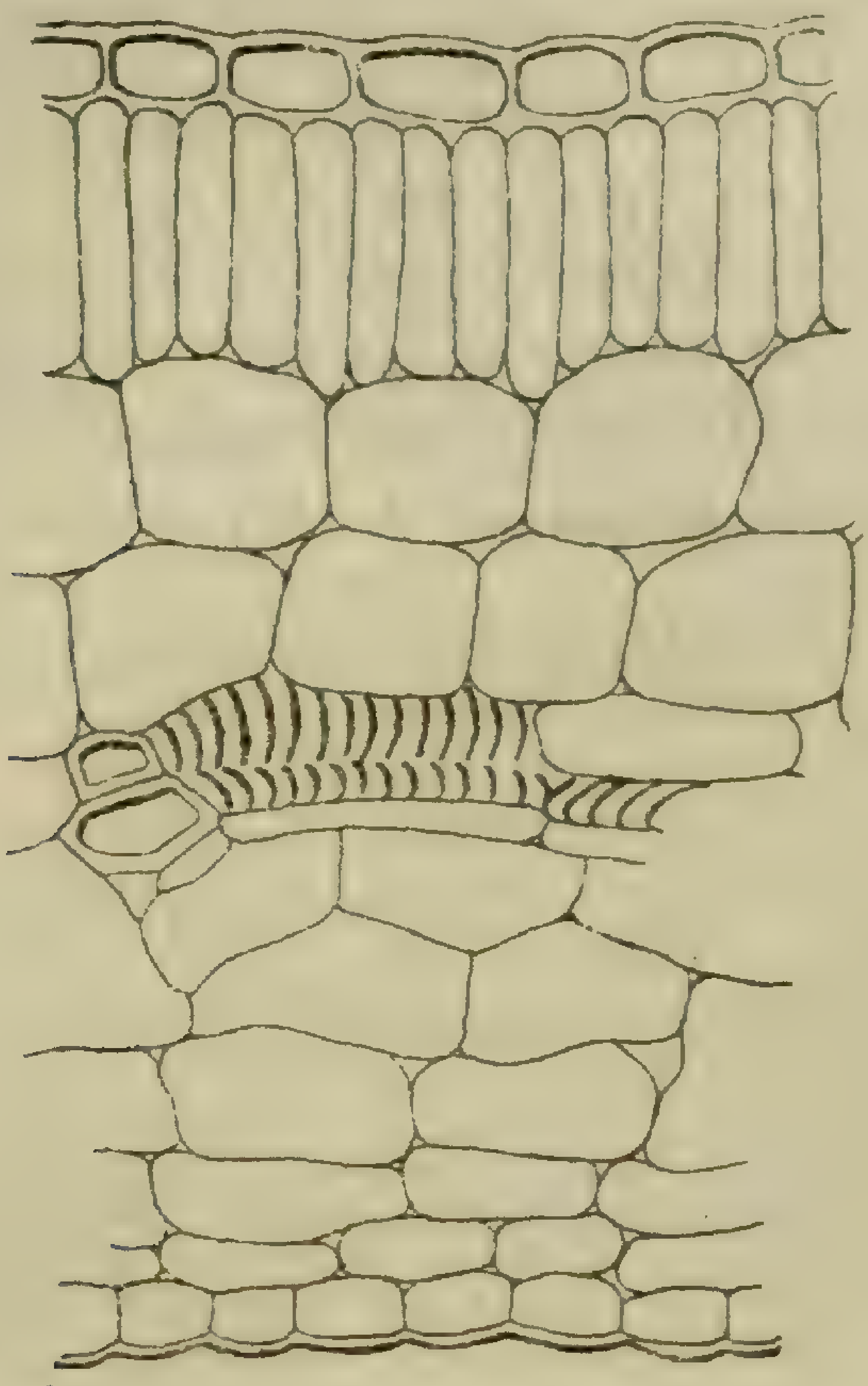


Fig. 15. — Coupe transversale dans une feuille d'*Euphorbia tetraptera* Bkr. × 160.

Cette espèce est remarquable par son fruit et par sa cyme souvent très ramifiée. L'épiderme inférieur de la feuille n'est pas papilleux.

33. *Euphorbia Bakeriana* H. Bn.

E. Bakeriana 1886, H. Baillon (7). — 1887, J. G. Baker (12). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122) = *E. eumymordes* Bkr. *mss.*

Arbuste rameux, glabre, non charnu, ligneux. Feuilles éparses, coriaces, à limbe ovale aigu ou acuminé au sommet, en coin à la base, de 4-3 × 1,5-1. Cymes très peu ramifiées ou cyathiums isolés. Cyathiums unisexués, en coupe, petits, glabres. Cyathophylles courtes, dépassant au plus de la pointe le bord du cyathium. 5 glandes, ovales, entières. Fleurs mâles peu nombreuses. Fleur femelle et fruit inconnus.

Vernac. Matabotrantsy (*de* A. Dandouau (45)).

Madagascar. — *sin. loc.* (R. P. Campenon !).

Région du Centre : (Baron 3763 ! 3769 ! 3842 !). — Broussailles restant d'un bois détruit par les feux de brousse vers 1500 m. sur les quartzites, environs d'Ambositra (Perrier de la Bathie 9669 !). — Bois sur la latérite : Menankaza au N. E. d'Ankazobé (Perrier de la Bathie 9889 !).

Cette espèce est à peine distincte de l'*E. tetraptera* dont elle ne constitue peut-être qu'une variété appauvrie, à feuilles plus petites et à cyme moins ramifiée. L'*E. Bakeriana* a très vraisemblablement un fruit orné comme les espèces voisines *E. tetraptera*, *E. adenopoda*, *E. Pervilleana*.

(A suivre)

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919

1re Partie : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

RUSSIE

En 1910, M. Zalessky (1) a annoncé la découverte de coal-balls dans le bassin houiller du Donetz et depuis lors a publié plusieurs mémoires sur des plantes à structure conservée de ces nodules trouvés dans plusieurs veines de houille.

En 1907, le même auteur avait reconnu la présence de *Mixoneura neuropteroides*, de *Nevropteris Scheuchzeri* et *N. rarinervis* dans le houiller supérieur du Donetz. Il est revenu depuis sur la détermination du *Mixoneura* : il s'agit du *Nevropteris ovata* Hoffmann, espèce qui est fréquente dans les *Flammenkohle* supérieurs du bassin de Saarbrücken, des couches de Piesberg et d'Ibbenbühren près d'Osnabrück (2).

Le même paléobotaniste a déterminé une florule appartenant au (*Carbonifère inférieur* (= culm de Moravie, de Silésie), dans des schistes de la chaîne de Mugodzàry (Russie méridionale) (1). A des *Lycopodinées* (*Lepidodendron*, *Porodendron*) sont associés l'*Adiantites tenuifolius*, le *Sphenopteris bifida*. D'autres travaux dus à M. Zalessky trouveront leur place dans le chapitre suivant.

---

(1) D. Zalessky : On the discovery of the calcareous concretions known as coal balls in one of the coal seams of the carboniferous strata of the Donetz basin (*Bull. de l'Acad. Imp. des Sc.*, St-Pétersbourg, 1910, p. 477). — *Id.* Sur les concrétions calcaires (coal balls) dans les couches de la houille du terrain houiller du Donetz (*Bull. de la Soc. des Naturalistes d'Orel*, livr. 2. 1910, p. 71),

(2) M. Zalessky : On the identity of *Nevropteris ovata* Hoffmann and *Neurocallipteris gleichenoides* Sterzel (*Mém. du Comité géol. St-Pétersbourg*, N. S. Liv. 50, 22 pages, 3 planches, 1909).

3) La flore a *Glossopteris*.

Les découvertes se sont multipliées et les déterminations précisées sur la flore permo-carbonifère du continent gondwanien, dont nous allons parcourir les diverses régions, en nous aidant de la synthèse et des cartes que M. Seward a publiées en 1914 dans son mémoire *Antarctic fossil plants*.

AMÉRIQUE DU SUD. ILES FALKLAND

La glaciation permo-carbonifère s'est étendue en Amérique du Sud. Au Brésil, le conglomérat d'Orléans, correspond aux couches de Talchir de l'Inde avec *Glossopteris* : M. David White qui a étudié cette flore (2) a proposé de la désigner sous le nom de flore à *Gangamopteris*, parce que ce dernier genre est exclusivement paléozoïque, tandis que le genre *Glossopteris* persiste dans le Mésozoïque. Cette flore à *Gangamopteris* dénote, d'après M. White, d'un climat froid, qui succéda à un climat uniforme et qui fut remplacé par des conditions de température qui favorisèrent le développement dans l'Amérique du Sud de certains genres de l'Hémisphère Nord : *Lepidophloios*, *Sigillaria*, *Psaronius brasiliensis*. Comme le fait remarquer M. Gothan (3) ces représentants de la flore carbonifère septentrionale se sont avancés, en Amérique, plus au Sud que dans les autres régions de la terre de Gondwana. On les trouve en effet jusque dans la province du Rio Grande do Sul et de Santa-Catharina, au sud du Brésil.

---

(1) M. Zalessky : Note sur les débris végétaux du terrain carbonifère de la chaîne de Mugodzàry (*Bull. Comite géol. St-Pétersbourg*, XXVIII, pp. 1-11 ; pl I-II, 1909).

(2) D. White : Permo carboniferous climatic changes in South America. *Journ. of Geol.* XV, pp. 615-634, 1907. — Fossil flora of the Coal-Measures of Brazil. *Commissão da Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brazil*, p. 335. Rio-de-Janeiro, 1908.

(3) W. Gothan in *Botan. Yahrb.*, LII, Hft. 3, p. 265.

On doit à M. Stappenbeck (1) un résumé des connaissances acquises sur les plantes du Gondwana, dans la région de Retamito, Mendoza, en République Argentine. L'auteur a signalé des découvertes ; mais à diverses reprises il donne des listes, où des espèces du Carbonifère inférieur sont mêlées à des formes du Permien, par exemple *Asterocalamites* et *Lepidodendron* cf. *australe* sont en association avec le genre *Gangamopteris*, ou bien encore le *Cardiopteris polymorpha* et l'*Adiantites antiquus* du *Culm* sont associés au *Neuropteridium validum*. Il y a lieu de faire de justes réserves, à l'exemple de M. Gothan (2) sur ces associations hétéroclites et d'attendre des précisions sur ces flores.

Lors de l'expédition suédoise au pôle Sud de 1901-1903, le prof. Andersson avait découvert quelques empreintes végétales dans l'île de Speedwell, au sud de l'île orientale des Falkland. En 1906, M. Nathorst reconnut que ces empreintes appartenaient probablement au genre *Phyllothéca* Brgn., dont les plus anciens représentants apparaissent dans le *Gondwana* inférieur. Cependant ces quelques fossiles mal conservés étaient insuffisants pour établir définitivement l'existence de la flore à *Glossopteris* aux îles Falkland. Fort heureusement M. Halle a recueilli en 1907 des empreintes qui sont tout à fait caractéristiques et qui permettent de conclure à la présence, dans la région sud de l'île orientale des Falkland, des couches à *Glossopteris*, qui s'étendent jusqu'au pied des couches Wickham Heights. L'auteur désigne ces formations du nom de *Lafonien*, la partie sud de l'île orientale s'appelant aussi Lafonie. Des dépôts de moraines glaciaires durcies (*tillites* de Penck), avec cailloux subanguleux, striés, de granite, de gneiss, de quartzite, de grès sont recouverts par des sédiments arénacés et argileux, où les empreintes végétales ont été découvertes. La flore du *Lafonien* (*Gondwana inférieur*) comprend : *Phyllotheca*, deux espèces ; *Glossopteris*, 4 espèces, dont le *G. indica* le fossile le plus commun des niveaux Gondwaniens des îles Falkland, mentionné par M. D. White avec le *G. Browniana* dans le *Gondwana* du Brésil ; *Gangamopteris*, une espèce : des rameaux de *Conifères*, offrant des ressemblances avec le *Voltzia heterophylla* ; deux espèces de ***Dadoxylon*** dont le bois offre des zones concentriques, périodiques d'accroissement.

---

(1) R. Stappenbeck : Umrisse des geologischen Aufbau der Vorkordillere zwischen den Flüssen Mendoza und Jachal. (*Geol. u. Paläont. Abh. herausgeg. von E. Koken*. N. F. IX (XIII), 4, 5, pp. 275-414 ; 3 Taf., 38 Textfig. ; Jena, 1911).

(2) W. Gothan in *Botan. Centralbl.*, Bd. CXXVI, n° 25 ; 1914, n° 51 ; s. 609.

D'après M. Halle (1) la limite inférieure du Gondwana des Falkland est définie par l'âge des dépôts glaciaires, qui correspondent au *Talchir* de l'Inde et au *Dwyka* du Sud Africain. Le genre *Gangamopteris* qui caractérise spécialement l'extrême base des Gondwana, a été recueilli dans une seule localité à la partie inférieure des formations gondwaniennes. A en juger par ce qu'on connaît de sa flore, le *Lafonien* serait entièrement paléozoïque (*Permo-carbonifère*) ; les îles Falkland appartiennent bien au continent de Gondwana de la province méridionale des temps Permo-Carbonifères.

AFRIQUE DU SUD

L'extension générale de la flore à *Glossopteris* dans le Sud Africain est connue, grâce aux travaux de MM. Seward, Arber, Potonié, Gothan. Des traces de cette flore sont relevées, dès à présent, dans la Colonie du Cap, le Transvaal, l'Etat libre d'Orange, le Pays des Zoulous, la Rhodésie, l'Afrique orientale portugaise. En 1900, H. Potonié annonçait la découverte des *Glossopteris* dans l'Afrique orientale portugaise et l'Afrique orientale allemande. Depuis, cette découverte a été confirmée par celles de Mr. Andrew, relatées par Newell Arber (2). Dans plusieurs localités aux environs du lac Nyassa, Mr. Andrew a recueilli plusieurs espèces de *Glossopteris*, dont les *G. Browniana* et *G. indica* déjà reconnus par H. Potonié, et le *G. retifera*, commun à la flore à *Glossopteris* de l'Inde et du Sud-Africain. L'extension de cette flore au Nord, jusqu'au lac Nyassa, est prouvée et sa présence est, pour la première fois, constatée à l'Est du canal de Mozambique, à Madagascar, par R. Zeiller qui cite de cette provenance le *G. indica* (3).

Cependant R. Zeiller avait signalé, dès 1883, un lot de fossiles stéphaniens provenant soi-disant du Zambèze, bassin de Tête. La présence de ces fossiles (*Pecopteris*, *Callipteridium*, *Alethopteris*), caractéristiques du *Stéphanien* d'Europe, ne pouvait s'expliquer que par une compénétration de la flore d'Europe dans celle du pays de Gondwana. Le savant géologue Marcel Bertrand avait bien exprimé ses doutes à R. Zeiller sur la possibilité d'admettre une telle extension vers le Sud de la province houillère de type européen. Sans doute, depuis 1883, on avait signalé en Afrique du Sud des espèces ou des genres affines à des formes de faciès européen, tels des *Lepidodendron*, *Bothrodendron*, *Sigillaria* (*S. Brardi*), cités par MM. A. C. Seward et T. N. Leslie (1). Mais dans ce cas il y avait mélange de quelques-unes de ces formes avec les types caractéristiques de la flore à *Glossopteris*, et non pas une association de plantes uniquement européennes. M. Gothan est revenu sur cette question (2). Des fossiles recueillis par le Dr K. Wiese dans le bassin de Tête (Zambèze) et déterminés par M. Gothan, sont bien de la flore à *Glossopteris*, sans mélange aucun de types européens ; M. Gothan n'admet pas comme établie l'existence du *Sigillaria Brardi* de Brongniart dans le Sud-Africain. La flore à *Glossopteris* s'étend bien, sans exception, jusqu'au bassin de Tête, dans la région du Zambèze et jusqu'au lac Nyassa (3).

---

(1) Thore G. Halle : On the geological structure and history of Falkland Islands. *Bull. of the geological Institution of the University of Upsala*, XI, 1912, pp. 140-184 ; pl. VI, fig. 12-20, pl. VII-IX.

(2) E. A. Newell Arber : Note on a collection of fossil plants from the neighbourhood of Lake Nyasa, collected by Mr. A. R. Andrew. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, LXVI, pp. 237-239 ; May 1910.

(3) R. Zeiller in M. Boule : Sur l'existence d'une faune et d'une flore permiennes à Madagascar. *C. R. Ac. Sc. Paris*, CXLVI, p. 502, 1908.

Dans l'Afrique orientale allemande on ne connaissait que des empreintes de *Vertebraria*. M. W. Brehmer (4) a décrit de cette région une flore à *Glossopteris* (*G. Browniana*, *G. angustifolia*) et à *Schizoneura*.

---

(1) A. C. Seward and T. N. Leslie : Permo-Carboniferous plants from Vereeniging (Transvaal). *Quart. Journ. Geol. Soc.*, LXIV, pp. 109-125 ; pl. IX-X ; February 1908. — P. Bertrand : *Ann. Soc. Géol. du Nord*, XXXVIII, pp. 108-114, 1909.

(2) W. Gothan : Bemerkungen zur fossilen Flora des Tetebeckens (Zambesi). *Palæobotanische Zeitschrift*, I, Hft 1, nov. 1912, pp. 36-39. — *Id.* Die fossile Flora des Tete-Beckens am Zambesi. *Branca-Festschrift*, II, pp. 11-15 ; Taf. I ; Gebrüder Borntraeger ; Berlin, 1914.

(3) Notons en passant que des précisions nouvelles ont été aussi apportées sur la flore carbonifère du Nord de l'Afrique ; M. Flamand a en effet signalé des plantes du *Westphalien supérieur* dans le Sud Oranais. G. B. M. Flamand : Recherches géologiques et géographiques sur le Haut pays de l'Oranie et sur le Sahara (in 4°, 1001 pages, 157 figures, 16 pl., 7 cartes, Lyon, 1912).

(4) W. Brehmer : Ueber eine Glossopteris-Flora am Ulugurugebirge (Deutsch Ostafrika). *Botan. Jahrb.*, LI, pp. 399-410, Taf. II, 1914).

M. van Hoepen (1) dans sa communication sur la flore de la formation de Karroo, dans le District d'Ermelo (Transwaal), signale surtout des *Cordaitales*, feuilles et graines semblables aux *Cordaispermum Gutbieri*, et des inflorescences rappelant le *Cordaianthus anomalus*. Il est à remarquer que le genre *Glossopteris* n'a pas été observé.

MADAGASCAR

M. Marcellin Boule a signalé en 1908 une faune et une flore permiennes à Madagascar, dans le sud de l'île, où il indique la présence de *Glossopteris indica* (2), de débris d'un reptile voisin du genre actuel *Hatteria* de la Nouvelle-Zélande et d'autres reptiles rhynchocéphales du Permien de divers pays. Dès 1910, M. Boule écrivait « on sait que les terrains rapportés par moi au Permien, mais qui comprennent peut-être du Carbonifère à la base et du Trias au sommet, sont formés d'un complexe très épais de schistes, de grès et de conglomérats » (3). Tout récemment M. Fritel (4) a annoncé la découverte, au Sud-Ouest de l'île, du genre *Gangamopteris* (*G. major* et ses variétés et *G. cyclopteroides*) et du genre *Schizoneura*. Ces grès à plantes d'Ankazomanga apparaissent comme inférieurs au niveau fossilifère de la vallée de la Sakamena, d'abord signalé par M. Boule ; ils semblent pouvoir être attribués au *Permien inférieur*.

(A suivre)

(1) E. C. N. van Hoepen : Voorlopig bericht over de fossilen van het district Ermelo (Med. van het *Ann. of the Transwaal Museum*, nov. 1910, p. 169).

(2) M. Boule : Sur l'existence d'une faune et d'une flore permiennes à Madagascar. *C. R. Ac. Sc.*, CXLVI, p. 502, 1908).

(3) M. Boule : Sur le Permien de Madagascar. (*Bull. Soc. Géol. de France*, 4e ser., X, pp. 314-315, 1910).

(4) P.-H. Fritel : Sur la présence des genres *Gangamopteris* M. Coy et *Schizoneura* Schimper et Mougeot, dans les grès de l'Ankazomanga, sud de Madagascar. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXI, pp. 963-965 ; 15 nov. 1920).

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(*suite*)

Lorsque la surface du sol est partout décalcifiée, les calcifuges sont des plantes annuelles ou vivaces à enracinement superficiel, les calcicoles, des plantes vivaces à système radiculaire profond : *Calluna vulgaris* et *Teesdalia nudicaulis* voisinent alors avec *Eryngium campestre* et *Potentilla verna*.

Quand la couche superficielle du sol est seulement décalcifiée par taches, les calcicoles et les calcifuges à enracinement superficiel végètent en colonies mixtes, *Medicago Gerardi*, *Thuidium abietinum* et *Phleum Bœhmeri* avec *Filago arvensis*, *Rhacomitrium canescens* et *Corynephorus canescens* ; ce sont des exemples d'associations *édaphiquement complémentaires*.

Ces mélanges d'associations, très fréquents sur les alluvions anciennes, ne se rencontrent jamais sur les sables de Fontainebleau dont toute l'épaisseur est formée de sables siliceux purs ; exceptionnels sur les sables de Beauchamp, ces mélanges s'observent parfois sur les sables nummulitiques. Dans la vallée du Sausseron, les pelouses à *Phleum Bœhmeri* renferment ainsi plusieurs espèces réputées calcifuges telles *Alsine setacea*, *Filago minima*, *Aira caryophyllea* (66 bis).

En somme, c'est seulement sur les sables siliceux découverts et très secs que le *Corynephoretum* est bien développé : c'est donc un groupement à la fois calcifuge, héliophile, psammophile et xérophile.

La physionomie de ces pelouses varie avec la densité de la végétation ; on rencontre tous les intermédiaires entre la pelouse discontinue à peuplement clair, où le sable nu forme de grandes taches, et la pelouse continue ou subcontinue dont les Graminées sociales constituent le fond. Typiquement, la pelouse à *Corynephorus* est une association ouverte.

Les aspects saisonniers sont ici bien distincts. Dès les premières pluies d'automne, le sol se couvre des germinations d'une foule de petites plantes annuelles et nombre d'espèces vivaces développent alors des rosettes ou des pousses qui peuvent assimiler aux basses températures. Vers la fin de l'hiver, toutes les petites Thérophytes germées à l'automne développent leurs fleurs et mûrissent leurs graines en quelques jours : ce sont d'abord les Spergules, les Céraistes, les Véroniques, *Mibora minima*, *Draba verna*, *Holosteum umbellatum*, puis *Teesdalia nudicaulis*, *Aira caryophyllea*, *Vicia lathyroides* ; plus tard, jusqu'en juin, ce sont les Trèfles, *Medicago minima*, enfin *Helianthemum guttatum* dont les graines peuvent germer peu après leur maturation.

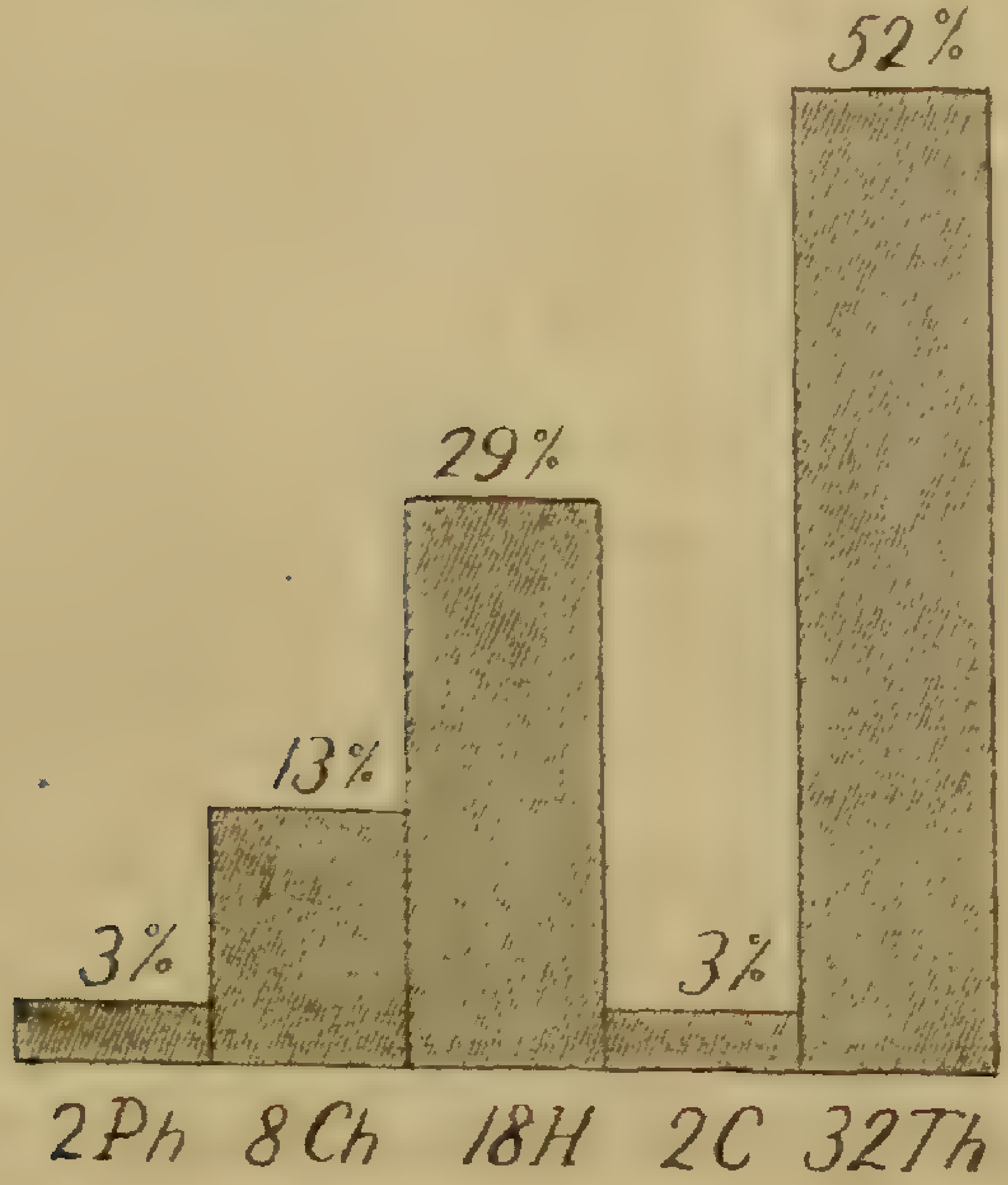


Fig. 30. — Spectre biologique de la pelouse siliceuse discontinue à *Corynephorus canescens*, montrant la proportion élevée de Thérophytes (Th).

Parmi les plantes vivaces, *Armeria plantaginea* est la plus apparente et crée un aspect estival très particulier (Pl. 8, phot. II, tome 33).

Sur les pelouses dévastées par les Lapins, les Mousses prennent une prépondérance marquée : les tapis blanchâtres du *Rhacomitrium canescens* s'y juxtaposent aux taches vert-jaunâtre du *Brachythecium albicans*.

Lorsque le Genêt à balai ou la Callune deviennent abondants, la pelouse se modifie peu à peu et passe à la lande ; çà et là enfin des Chênes buissonnants, épars sur les pelouses, contribuent à leur donner une allure de garigue (Pl. 8, phot. III, tome 33).

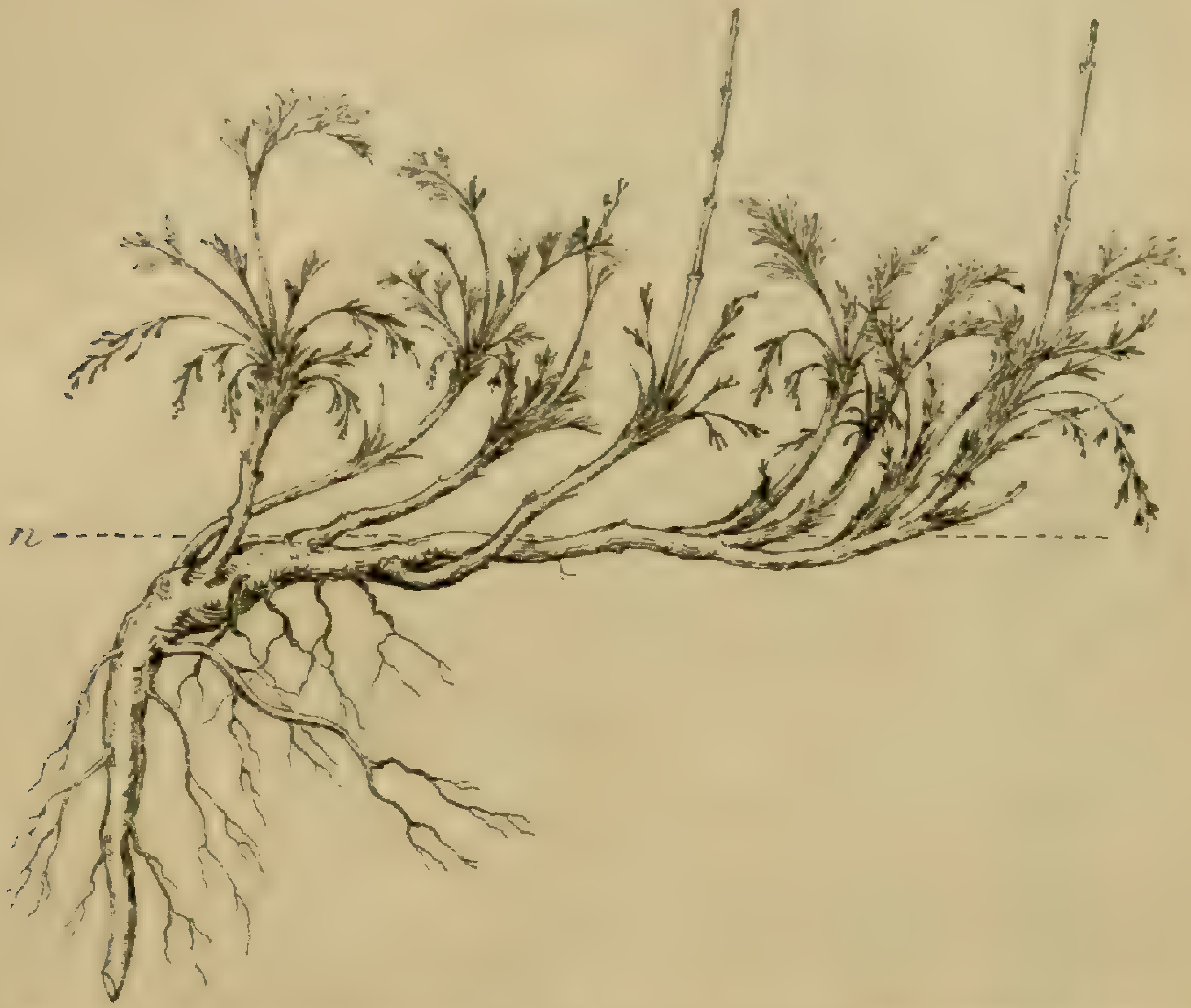


Fig. 31. — *Artemisia campestris* à la fin de l'hiver, Chaméphyte ligneuse à rameaux couchés ; *n*, niveau du sol.

Le spectre biologique (fig. 30) est surtout remarquable par la proportion élevée des Thérophytes (plus de 50 0/0) : à cet égard, le *Corynephoretum* pourrait être comparé à un autre groupement, également dominé par les Thérophytes de petite taille et développé sur sol siliceux, l'association à *Cicendia filiformis*. Mais un caractère biologique important différencie les Thérophytes de ces deux associations, c'est l'époque de leur germination. Tandis qu'ici sur le sol très sec, les graines lèvent à l'automne, sur le sol argileux, inondé

Tableau XV

PÉLOUSE SILICEUSE A *CORYNEPHORUS CANESCENS* ET *KŒLERIA CRISTATA GRACILIS*

	ESPÈCES	Alluvions anciennes								Sables de Beauchamp				Sables de Fontainebleau	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	EXCLUSIVES														
	Rhynchostegium megapolitanum.	..	..	r	..	..	..	r	..	r	..	..	..	..	..
H	**Corynephorus canescens**	r	abt	pa	..	abt	**cdt**	..	**dt**	pa	..	r	abt	r	r
H	**Kœleria cristata gracilis**	**dt**	abt	**cdt**	abt	**dt**	..	**cdt**	a	**dt**	r	**dt**	..	..	..
Gb	*Scilla autumnalis*	..	pa	..	r	..	..	..	..	..	..	..	rr	..	..
Th	*Spergula pentandra*	..	..	abt	..	..	**cdt**	rr	..	..	..	..	..	..	..
H	*Scleranthus perennis*	..	abt	..	..	..	r	r	abt	..	..	..	..	..	..
H	*Brassica Cheiranthus*.	..	..	rr	..	..	r	..	rr	..	..	..	..	..	..
Th	**Vicia lathyroides**	..	rr	pa	rr	r	..	r	..	..	..	r	..	rr	pa
Th	**Helianthemum guttatum**	r	ta	**cdt**	..	ta	rr	abt	..	pa	ta	..	abt	r	..
Th	*Veronica verna*.	..	rr	r	r	r	..	..	..	r	..	..	r	..	..
	ELECTIVES														
	Cetraria aculeata	..	..	..	abt	..	..	r	..	..	..	..	..	abt	..
	Tortula ruralis ruraliformis . .	r	..	abt	ta	..	abt	ta	abt	..	..	abt	pa	..	r
	Brachytecium albicans	abt	..	r	..	pa	..	..	r	r	..	r	r	pa	abt
Th	*Vulpia Myuros*	rr	..	..	r	r	..	..	..	rr	r	r	..	..	..
Th	**Aira caryophyllea**	pa	r	pa	pa	r	ta	abt	..	abt	abt	ta	abt	r	**cdt**
H	**Armeria plantaginea**	pa	..	abt	abt	pa	..	**cdt**	ta	abt	..	..	..	..	..
H	*Silene Otites*	..	..	abt	abt	r	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Chh	**Sedum elegans**	abt	..	..	..	r	rr	..	r	pa	ta	..	rr	abt	..
H	**Potentilla argentea**	r	..	rr	r	rr	pa	..	..	pa	abt	..	abt	r	r
Th	*Trifolium striatum*	..	..	..	rr	abt	..	..	..	..	..	r	..	**cdt**	rr

Chl	**Artemisia campestris**	..	**cdt**	r	pa	..	abt	r	abt	r	..	pa	..	..	..
H	*Chondrilla juncea*	..	..	..	r	..	..	r	..	..	pa	r	..	r	..
	PRÉFÉRANTES														
	Phascum bryoides	..	pa	..	r	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
	Rhacomitrium canescens	..	..	..	..	pa	abt	abt	..	..	abt	..	..	**cdt**	r
Th	**Mibora minima**	abt	..	abt	..	r	..	ta	adt	..	..	ta	..	..	abt
Th	**Cerastium semi-decandrum**	..	..	ta	r	pa	ta	abt	..	r	pa	abt	r	..	pa
Th	*C. pumilum*	r	abt	..	..	..	..	pa	abt	..	..	..	..	..	..
Th	**Teesdalia nudicaulis**	..	..	..	rr	..	abt	..	rr	pa	abt	r	..	abt	r
Th	**Sisymbrium Thalianum**	pa	pa	abt	..	r	..	abt	..	..	rr	abt	..	..	abt
Chh	*Sedum reflexum*	r	r	..	..	..	..	r	pa	..	..	..	..	..	..
Th	*Tillaea muscosa*	..	..	pa	..	..	r	..	..	rr	..	..	..	..	..
Th	**Trifolium arvense**	pa	pa	..	abt	r	..	r	pa	abt	..	pa	abt	..	..
Th	**Ornithopus perpusillus**	..	pa	rr	..	pa	..	pa	..	abt	pa	..	..	r	..
H	*Jasione montana*	..	rr	r	..	..	..	r	..	abt	r	..	.	pa	..
Th	*Filago minima*	..	..	r	..	pa	rr	..	r	..	rr	..	..	r	..
H²	*Hypochoeris glabra*	..	r	..	r	..	..	..	..	..	..	r	..	..	..
	ACCESSOIRES PRINCIPALES														
	Cladonia furcata	..	..	..	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	ta	pa
	Ceratodon purpureus	r	..	..	pa	..	..	abt	rr	..	..	abt	rr	r	r
	Polytrichum juniperinum	..	..	..	..	r	rr	..	..	..	r	..	..	abt	..
	P. piliferum	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	r	..	**cdt**
	Hypnum cupressiforme	..	r	..	..	pa	..	..	..	..	ta	..	..	abt	..
H	**Luzula campestris**	abt	..	..	..	..	ta	r	..	r	pa	..	rr	ta	..
H	**Anthoxanthum odoratum**	..	**cdt**	r	..	..	abt	..	..	pa	r	..	r	**cdt**	..
Gtb	*Orchis Morio*	..	..	..	pa	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	rr
Ph	*Quercus sessiliflora*	r	..	rr	..	..	pa	..	..	r	..	..	..	..	..
H (G)	**Rumex Acetosella**	r	ta	pa	pa	..	abt	abt	abt	abt	..	r	abt	abt	ta
Th	**Spergula arvensis**	abt	r	rr	..	abt	..	r	..	pa	..	r	pa	..	r
Th	*Cerastium glomeratum*	..	..	..	pa	..	..	..	..	..	..	rr	..	..	..

TABLEAU XV *(suite)*

	ESPÈCES	Alluvions anciennes								Sables de Beauchamp				Sables de Fontainebleau	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	ACCESSOIRES PRINCIPALES														
Th	*Holosteum umbellatum*	..	..	pa	..	r	..	..	r	..	..	abt	..	..	..
Th	**Scleranthus annuus**	r	..	..	r	pa	..	..	..	..	r	pa	pa	..	abt
Th	**Draba verna**	..	..	ta	abt	..	abt	abt	ta	..	..	ta	abt	..	r
Th	*Saxifraga tridactylites*	..	..	r	..	..	..	..	..	..	..	r	..	..	..
H	*S. granulata*	rr	..	r	..	..	r	..	..	..	..	pa	..	..	..
Ch (H)	*Potentilla verna*	..	..	..	r	..	..	..	pa	..	..	..	..	..	..
Ph	**Sarothamnus scoparius**	r	rr	..	..	..	pa	..	r	r	pa	..	abt	r	pa
Th	*Medicago minima*	..	..	r	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Th	*Trifolium minus*	..	..	..	pa	r	..	pa	..	pa	..	pa	..	..	..
Th	*T. campestre*	..	..	..	abt	..	r	..	..	..	rr	..	..	r	..
Th	*T. scabrum*	r	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Chh	*Sedum acre*	..	r	..	..	..	r	..	pa	..	..	..	..	..	..
Th H	**Erodium cicutarium**	abt	..	..	abt	abt	..	..	abt	..	abt	abt	rr	pa	r
H	*Euphorbia Cyparissias*	..	..	r	..	abt	..	r	..	..	r	..	r	..	..
Ch	*Helianthemum vulgare*	..	..	..	r	..	..	..	..	r	..	..	..	..	..
H	*Eryngium campestre*	r	..	..	abt	..	..	r	pa	..	..	..	..	..	..
Chl (Ph)	*Calluna vulgaris*	..	..	..	rr	pa	r	..	..	..	..	..	r	a	pa
Th	*Myosotis hispida*	..	..	pa	r	..	..	..	..	..	..	pa	..	..	..
Th	*M. stricta*	..	..	..	r	..	..	..	..	..	.	..	rr	..	..
Th	*Veronica triphyllos*	..	..	..	rr	.	..	..	pa	..	..	r	..	..	..
Th	*V. arvensis*	..	..	..	..	r	pa	r	..	r	..	rr	..	..	rr
H	*Campanula Rapunculus*	..	..	..	pa	..	..	r	..	..	..	..	..	..	rr
Th	*Filago arvensis*	..	..	..	..	..	..	rr	..	..	..	..	..	..	..
H²	**Hypochœris radicata**	..	r	rr	..	..	abt	..	r	pa	..	..	..	pa	r
Chh	**Hieracium Pilosella**	abt	..	pa	..	rr	..	..	..	r	pa	..	dt	r	..

l'hiver, des plateaux meuliers, la germination débute avec l'assèchement vernal et la période de végétation active se termine avec la belle saison. Ce cycle évolutif est pour plusieurs espèces, fonction de l'imbibition du sol : ainsi *Tillæa muscosa*, lorsqu'elle végète dans les chemins argileux inondés l'hiver, parmi l'association à *Cicendia filiformis*, germe au printemps, tandis que dans les sables secs, ses plantules se développent à l'automne. La plupart des espèces annuelles communes aux deux groupements peuvent ainsi modifier leur rythme saisonnier.

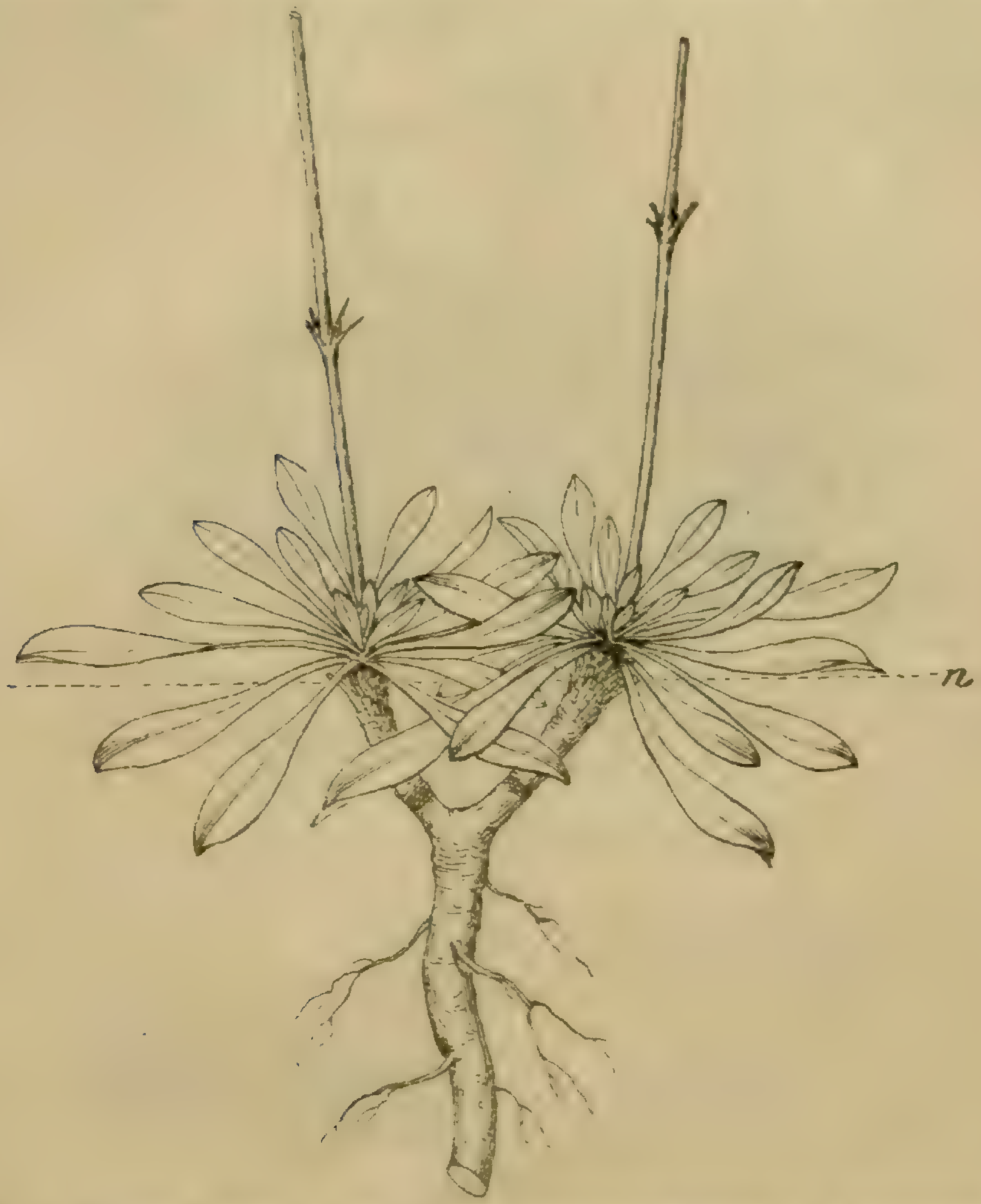


Fig. 32. — *Silene Otites* en hiver, Hémicryptophyte rosettée à assimilation continue.

Les Chaméphytes sont relativement nombreuses et représentées par des types charnus comme les *Sedum* ou ligneux comme *Artemisia campestris* (fig. 31).

Quant aux Hémicryptophytes, la plupart sont des rosettées à assimilation continue comme *Silene Otites* (fig. 32), *Armeria plantaginea* (fig. 33); *Saxifraga granulata* assimile seulement durant l'hiver et le printemps, ses feuilles se dessèchent après la floraison.

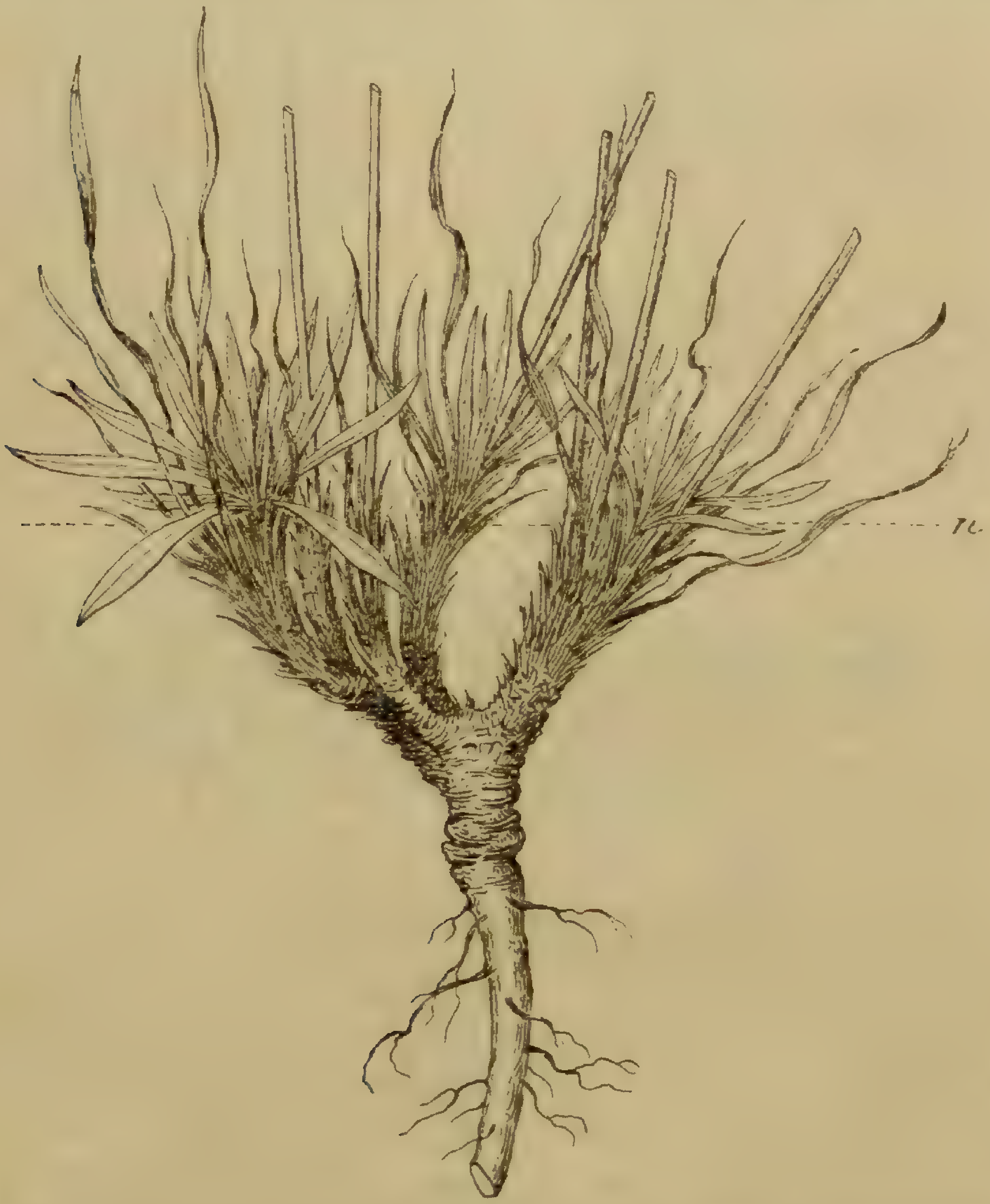


Fig. 33. — *Armeria plantaginea* en hiver, Hémicryptophyte à assimilation continue, dont les rosettes sont entourées par les bases pétiolaires des anciennes feuilles.

Des deux Géophytes de l'association, *Scilla autumnalis* est la plus remarquable par son rythme saisonnier : dès la fin de l'été, elle sort ses grappes bleues, puis ses feuilles qui persistent jusqu'au printemps suivant, époque à laquelle la plante passe à l'état de vie ralentie. C'est un cycle végétatif analogue à celui des plantes bulbeuses steppiques et méditerranéennes.

Dans des stations aussi sèches, où l'échauffement est considérable et rapide, les plantes subissent des températures très élevées, pouvant dépasser 60°. La plupart des plantes annuelles, par leur développement précoce, échappent à ces températures excessives et leurs graines sont bien protégées contre la dessication. Quant aux plantes vivaces, elles possèdent pour équilibrer leurs échanges d'eau, des dispositions analogues à celles qui ont été signalées plus haut à propos des xérophiles de la pelouse à *Festuca duriuscula* : appareil souterrain fortement développé, très ramifié (Graminées cespiteuses) ou pénétrant profondément dans le sol ; feuilles enroulées, (*Corynephorus canescens*) (fig. 34), réduction de la surface foliaire (*Scleranthus perennis*, *Calluna*, *Artemisia campestris*), carnosité (*Sedum* sp.), revêtement pileux abondant (*Jasione montana*, *Potentilla argentea*).

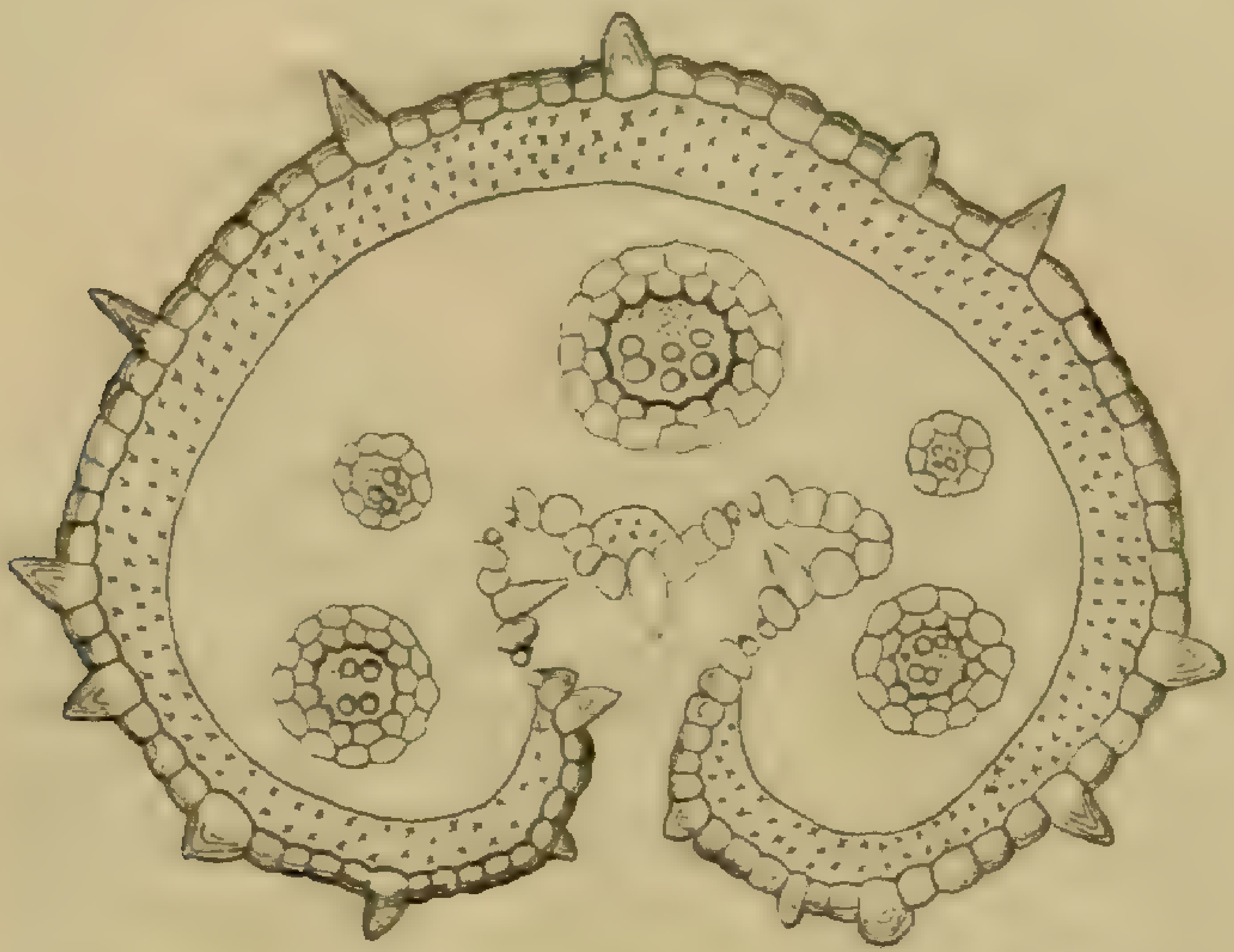


Fig. 34. — Schéma d'une coupe transversale dans la feuille de *Corynephorus canescens*, xérophile typique.

(A suivre.)

CHRONIQUES ET NOUVELLES

Le 80e anniversaire de la naissance du célèbre botaniste le Professeur Eugène Warming a été fêté le 3 novembre 1921. Une délégation de botanistes danois, présidée par M. le Professeur C. H. Ostenfeld, lui a présenté un Album contenant les photographies et les signatures autographes de très nombreux collègues de M. Warming, parmi lesquels se trouvent douze botanistes français.

En tête de cet Album se trouve la dédicace suivante :

Au Botaniste Eugène Warming
pour son 80e anniversaire (3 novembre 1921)
Témoignage d'admiration et de gratitude
de la part de ses collègues des divers pays.

Quelques jours après, la Société Botanique de Copenhague consacra à M. Warming une séance solennelle, suivie d'un banquet. Les nombreux assistants étaient heureux de constater à quel point, malgré son âge, le grand Naturaliste avait conservé toute son intelligence et sa vivacité d'esprit.

Nemours.— Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES POILS DE LA FLEUR ET DU FRUIT D'*ERIODENDRON ANFRACTUOSUM* DC.

par M. Andreas **SPRECHER**

L'importance du « kapok » (1) comme produit colonial augmente d'année en année. L'importation en Hollande par exemple s'est décuplée depuis 1884 ; en 1914 la quantité introduite a été de plus de quatre millions de kg. Son emploi s'est répandu de plus en plus et chaque jour presque il trouve de nouvelles utilisations dans l'ameublement, l'habillement et la technique.

On emploie le kapok dans l'ameublement, surtout à cause de son élasticité et de sa légèreté, dans l'habillement à cause de son imperméabilité au froid et à l'eau et encore à cause de sa légèreté et de sa résistance à la chaleur durant les procédés de désinfection, dans la technique enfin pour son insubmersibilité et pour ses autres qualités déjà citées.

Il est naturel qu'un produit végétal d'une utilisation aussi variée attire de plus en plus l'attention des planteurs des tropiques ; ils ont commencé à porter de l'intérêt — ne fût-ce qu'à titre de culture accessoire — à ce curieux arbre qui frappe au commencement de la saison des pluies par ses branches dénudées disposées régulièrement en étages.

---

1) Kapok est un mot javanais et signifie d'après le dictionnaire javanais de Roorda et Vreede la laine du fruit de l'arbre dénommé lui-même Randou. Dans le commerce, on a nommé pendant longtemps « kapok » les produits les plus différents qui provenaient en majeure partie des Bombacées, mais aussi des Asclépiadacées, des Apocynacées et des Bixacées. Aujourd'hui l'on désigne généralement sous ce nom les poils du fruit *d'Eriodendron anfractuosum* DC. = *Bombax pentandrum* L. = *Ceiba pentandra* Gaertn.

Cet arbre, connu en français sous le nom étrange de « fromager » a été déjà décrit il y a plus de 50 ans par Bentham et Hooker (1) qui ont dit du fruit : « *Capsula lignosa vel coriacea, loculis intus densissima lanatis. Semina obovoidea vel globosa, lana endocarpii involuta* » ; malgré cela divers auteurs ont considéré le flocon de kapok comme étant, de même que le coton, un produit de la semence.

30 ans après les deux botanistes anglais, Greshoff (2) écrivait dans son ouvrage « *nuttige indische planten* » : « On n'a pas encore suffisamment étudié comment cette laine se développe dans le fruit. »

De fait, la manière dont se forme et se développe le flocon de kapok n'était pas connue jusqu'à aujourd'hui, bien que nous sachions depuis longtemps que nous n'avons pas affaire à des poils de la semence, comme chez *Gossypium*, mais à des poils partant de l'endocarpe qui se développent vers l'intérieur des loges et qui finissent par envelopper complètement la semence.

Ce petit travail voudrait combler une lacune en étudiant le développement des poils de leur naissance à leur maturité dans les fleurs et les fruits du fromager (3).

Dans les îles de la Sonde, *Eriodendron anfractuosum* D. C. (4) ne fleurit pas à un moment bien déterminé. Rumphius (5) a trouvé à Amboine cet arbre en fleurs non seulement pendant la saison des pluies, mais encore d'août à octobre. En général cependant nous pouvons admettre qu'il fleurit vers la fin de l'année et mûrit ses fruits au milieu de la saison sèche pendant les mois de juillet et d'août.

Les fleurs apparaissent avant les feuilles, et la floraison se prolonge assez longtemps ; on peut rencontrer sur le même arbre des boutons floraux et de jeunes fruits longs de plusieurs cm.

---

(1) Bentham, G. et Hooker, J. D. : *Genera plantarum*, 1862, 1867, 1, 210.

(2) Greshoff, M. : Nuttige indische planten. Amsterdam Kolonial Mus., *Extra bull.*, 1894, 183-187, Nr. 42.

(3) J'avais récolté moi-même les organes floraux de l'arbre à kapok a l'est de Java ; j'ai reçu en outre un matériel abondant par l'obligeante entremise de Mr. W. Bobilioff à Buitenzorg et de Mr. C. Heusser à Medan, Sumatra. Les objets étaient fixés soit dans le fixateur de Mann, soit dans celui de Juel et envoyés dans de l'alcool ; je les ai reçus en Suisse en parfait état.

(4) En grec : εριον = laine, δενδρον = arbre ; en latin : *anfractus* = sinuosité, à cause des anthères recourbées.

(5) Rumphius : *Herb. Amb*, I, 194.

Les premiers poils naissent sur l'épiderme extérieur des pétales, alors que le bouton — long de 7 mm. et épais de 5 mm environ — est encore complètement enveloppé dans son calice coriace.

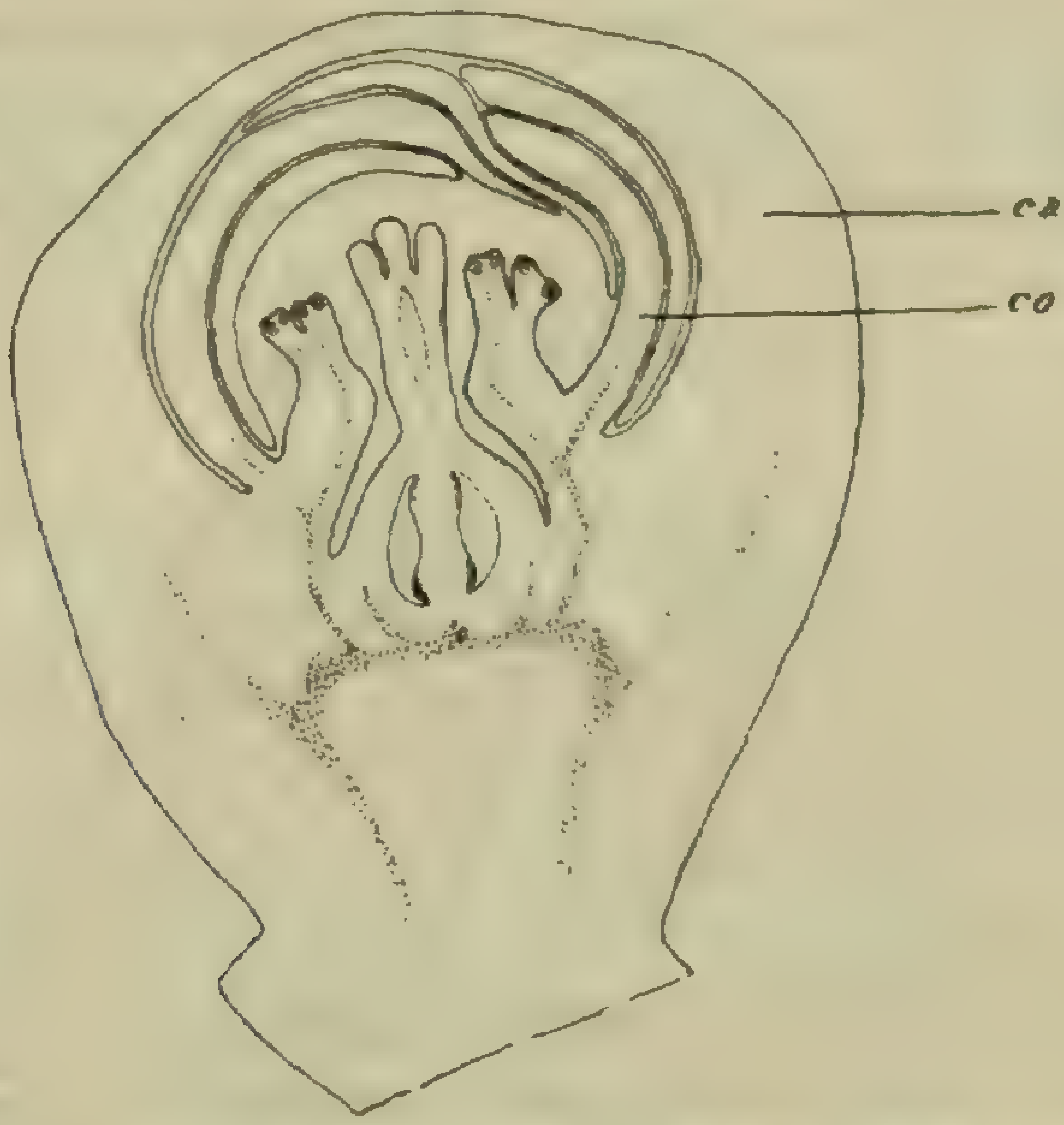


Fig. 1. — Section longitudinale radiale dans le bouton floral : ca, calice ; co, corolle, (grossissement 10).

Une section longitudinale radiale dans le bouton montre un ovaire semi-infère. Les pétales et les étamines sont soudés à leur base, et forment un anneau autour du pistil (fig. 1). L'épiderme extérieur des pétales présente par-ci par-là des cellules qui dépassent légèrement la surface (fig. 2).

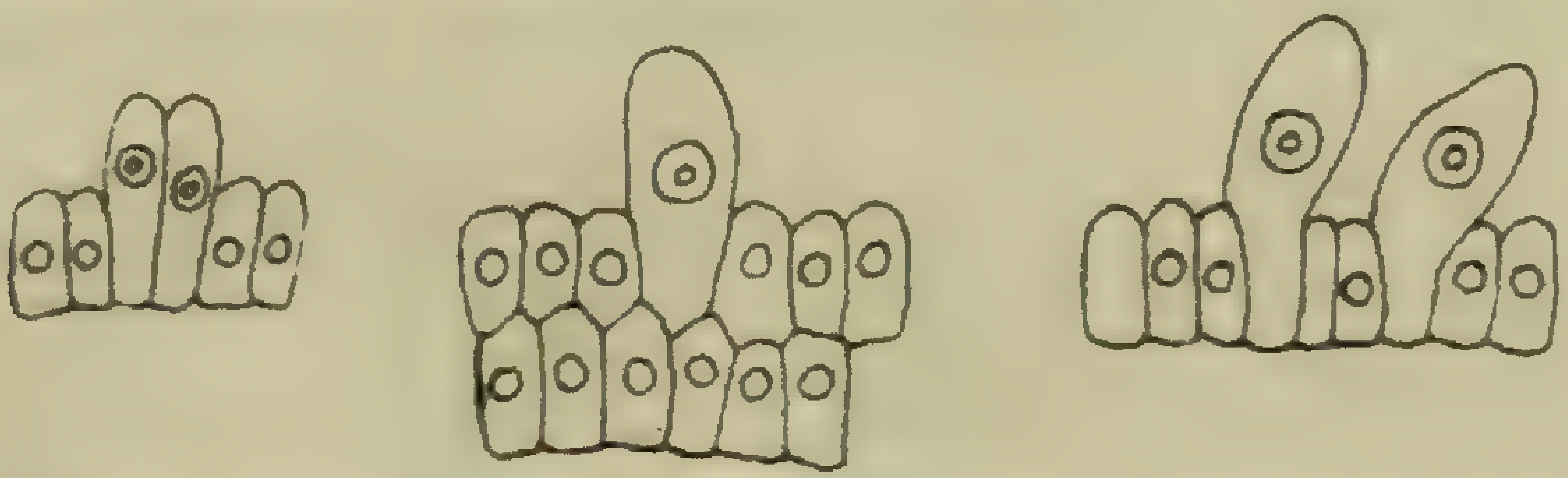


Fig. 2. — Origine des poils sur l'épiderme extérieur des pétales (grossissement 300).

Les poils qui naissent de ces premières cellules ne se divisent pas, ils s'allongent fortement, épaississent leurs parois qui se lignifient, et donnent ce que l'on pourrait désigner sous le nom de poils fibreux (fig. 3).

Un peu plus tard, lorsque le bouton a atteint en moyenne 7-8 mm. de longueur, on voit apparaître, entre les poils fibreux de longueurs diverses, d'autres poils. Ceux-ci sont faciles à discerner des poils fibreux qui naissent en même temps, premièrement par leur contenu cellulaire plus riche, et deuxièmement par le fait qu'il ne tarde pas à se former chez eux des divisions cellulaires, tandis que les poils fibreux restent toujours non divisés, comme je l'ai fait remarquer plus haut (fig. 4).

Mais il y a encore une troisième différence entre eux. Les poils fibreux naissent souvent deux par deux, et non pas plusieurs à la fois, comme on pourrait le supposer d'après l'analogie que présente une section transversale avec ce que Tschirch (1) a figuré pour *Althæa*. Une cellule épidermique se divise d'abord par une paroi anticline, et chaque cellule-fille s'allonge en poil. On pourrait appeler ces poils « poils jumeaux ». Les poils glandulaires par-contre — car on ne peut mettre en doute que nous ayions à faire à cette sorte de poils — sont séparés les uns des autres par des poils fibreux ou des cellules non allongées. Les poils glandulaires finissent par présenter

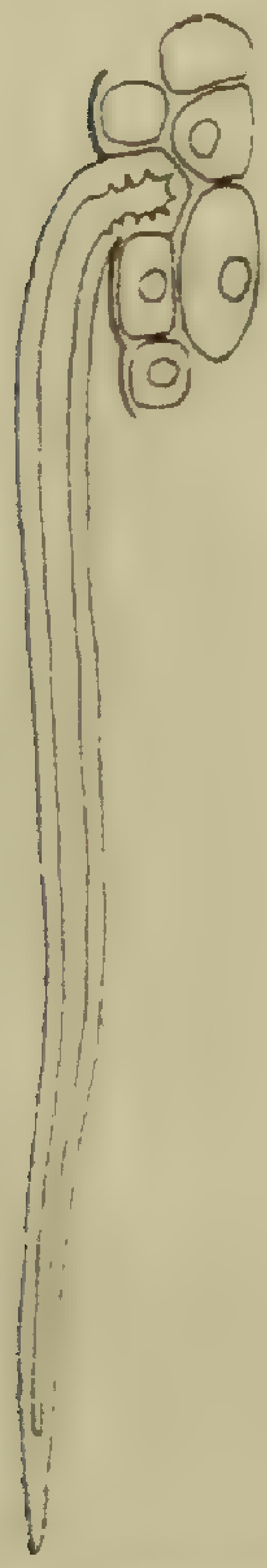


Fig. 3. — Poil fibreux de l'épiderme extérieur des pétales (grossis. 200).

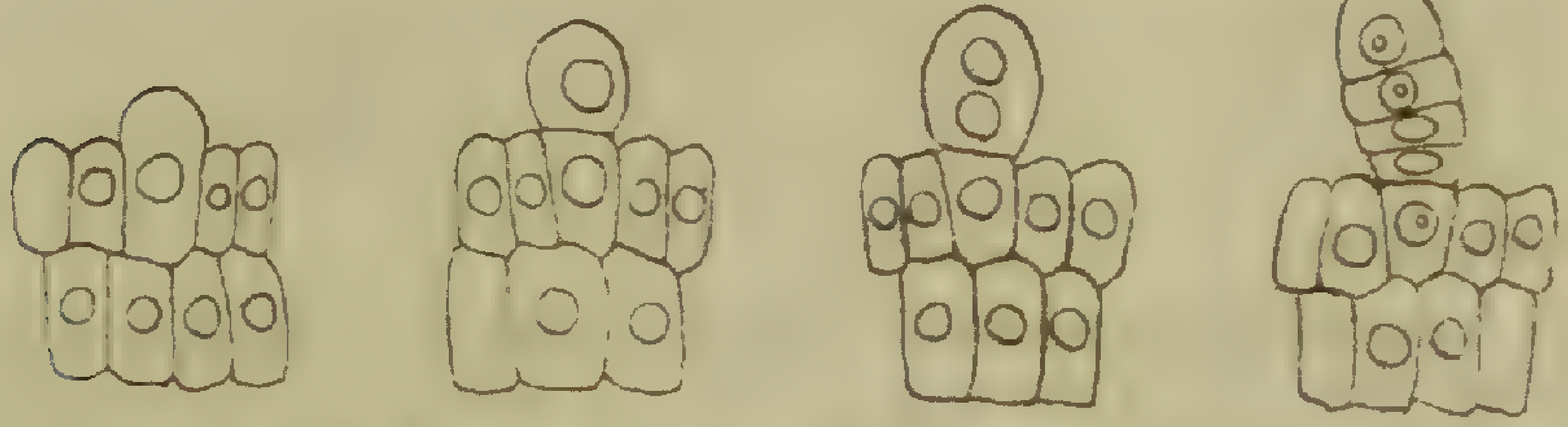


Fig. 4. — Origine des poils glandulaires de l'épiderme extérieur des pétales (grossissement 300).

une base unicellulaire, un cou qui peut consister en une cellule, ou en plusieurs éléments superposés sans divisions longitudinales, et en étages supérieurs qui présentent des divisions non seulement transversales, mais aussi longitudinales, ce qui fait que chaque étage est composé de plusieurs cellules (fig. 5), dont les parois sont minces et cellulosiques. Les poils glandulaires sont cutinisés mais jamais ligneux. C'est surtout la cellule du cou qui est la plus fortement cutinisée ; elle est aussi la plus pauvre en contenu cellulaire, tandis que les autres cellules sont pourvues d'un cytoplasme riche et d'un grand noyau. Elles se vacuolisent un peu avant l'anthèse et leurs vacuoles grandissent avec l'épanouissement de la fleur. La cuticule des poils glandulaires résiste à la dissolution dans l'acide chromique à 50 % beaucoup plus longtemps que les poils fibreux, dont la membrane ligneuse se dissout vite dans ce réactif. S'ils ont été traités préalablement à l'eau de Javel, ils prennent sous l'action du soudan une teinte vive — surtout la cellule du cou — tandis que les poils fibreux restent presque incolores.

---

(1) Tschirck, A. — *Angewandte Pflanzenanatomie*, Wien, 1889, p. 263.

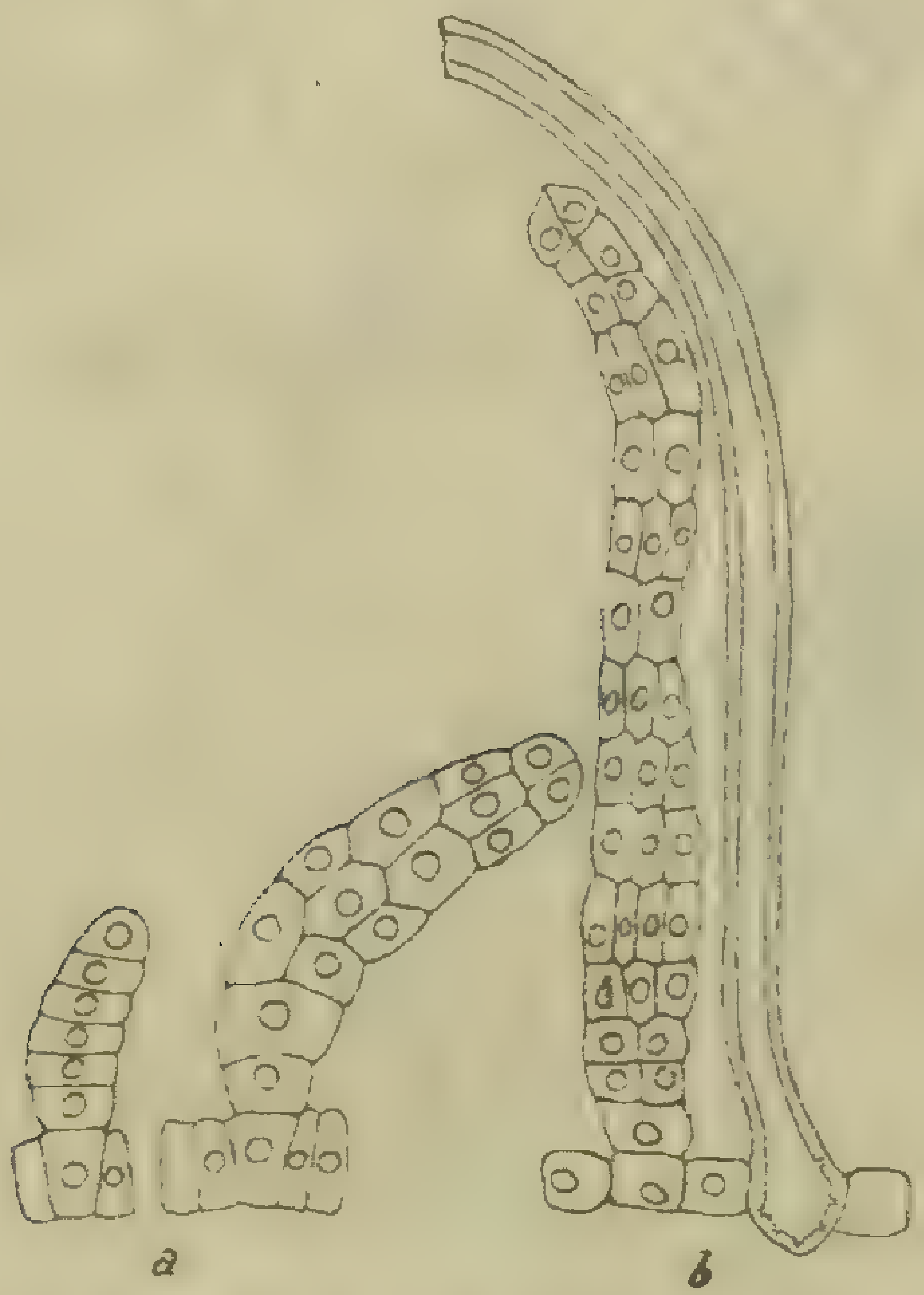


Fig. 5. — Poils glandulaires sur l'épiderme extérieur des pétales : a, jeunes poils ; b, poil adulte avec poil fibreux ; c, poil marginal (grossissement 200).

La longueur que peuvent atteindre ces deux sortes de poils, varie beaucoup. Les poils fibreux arrivent à 1,5-2 mm. de longueur et ± 20 μ de largeur, et l'épaisseur de la paroi atteint environ la moitié ou le tiers de son diamètre ; les poils glandulaires, par contre, n'atteignent guère que 200-250 μ de longueur, et environ 30 μ de largeur. La fig. 6 montre une section à travers un pétale d'une corolle complètement épanouie, nous y voyons sur la face inférieure du pétale les longs poils fibreux, et les poils glandulaires plus épais et plus courts. La face supérieure du pétale possède aussi quelques rares poils fibreux, mais les poils glandulaires font défaut.

Les stomates de la face inférieure, enchassés entre les poils, sont selon le type *Helleborus* (fig. 7). Les poils fibreux sont fortement fixés dans l'épiderme, ils repoussent même souvent les cellules sous-jacentes, si bien qu'ils semblent naître de l'hypoderme, ce qui n'est naturellement pas le cas. Ils sont reliés aux cellules voisines par de nombreuses ponctuations à leur base. L'apport des substances nutritives peut donc se faire aussi longtemps que le poil reste vivant. Quand la fleur est épanouie, le contenu des poils fibreux est presque entièrement résorbé et les parois sont épaissies et plus ou moins lignifiées.

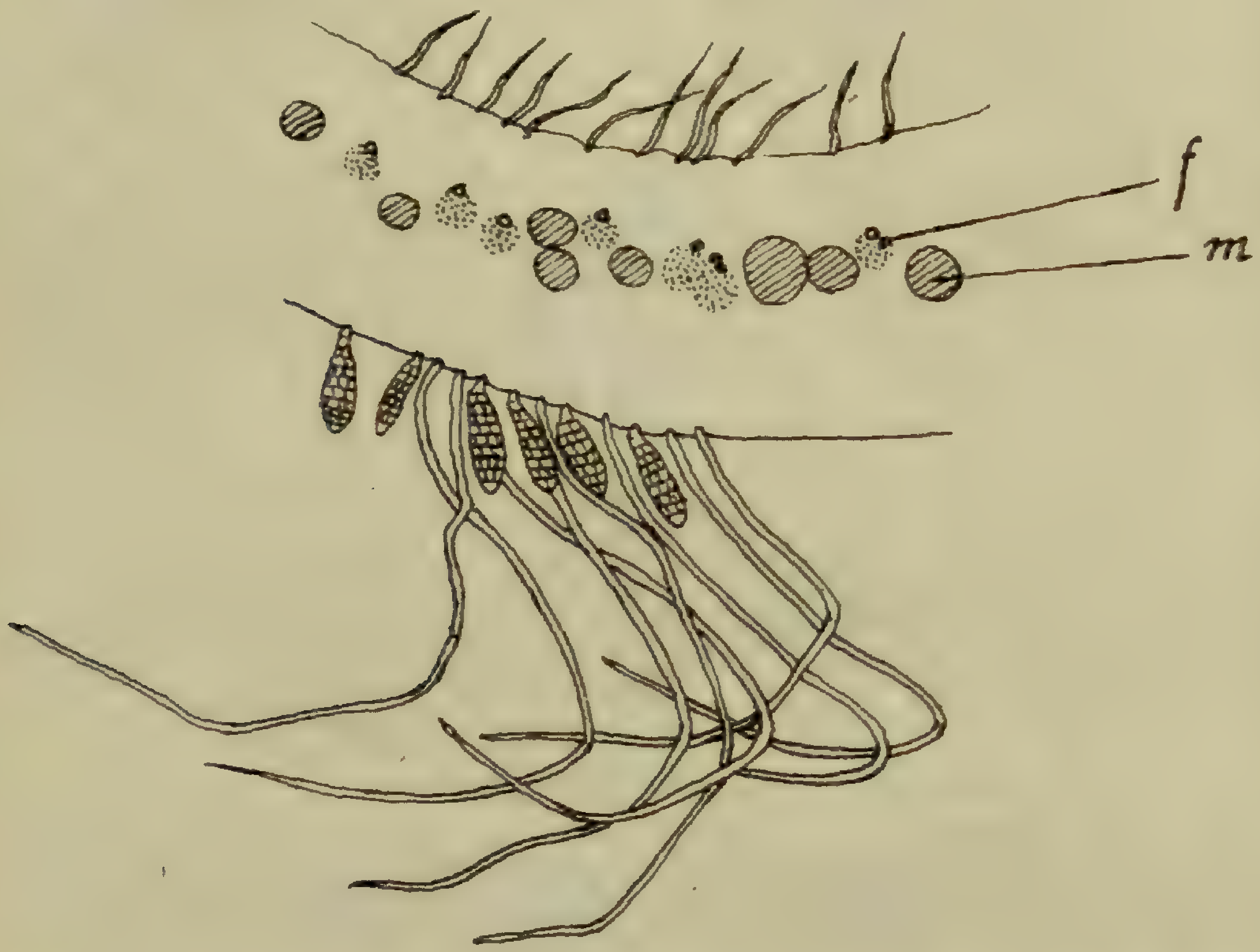


Fig. 6. — Section à travers un pétale d'une fleur épanouie : f, faisceau libéro-ligneux ; m, poches mucilagineuses (grossissement 71).

Il me semble que les poils fibreux et les poils glandulaires, en enveloppant les stomates, protègent les pétales et avec eux les étamines et l'ovaire contre une dessication prématurée. Je pense que les poils glandulaires sont des organes qui, à l'état jeune sécrètent de l'eau, car je ne verrais pas bien la présence de nectaires à un endroit où les insectes ne peuvent guère arriver grâce aux poils fibreux qui entourent les poils glandulaires comme des piquets. Il est vrai que nectaires et hydathodes sont des organes assez semblables, les premiers se distinguent des seconds par les substances — le sucre surtout — qu'ils sécrètent avec l'eau. Puisque je n'ai pas analysé la substance dont il s'agit ici, je ne puis rien dire de définitif. Toutefois il y a une grande analogie avec ce que Koorders (1) a décrit — p. ex. pour *Clerodendron Minahassae* — sous le nom de hydathodes, et cela me pousse à supposer que nous avons affaire ici à la même formation.

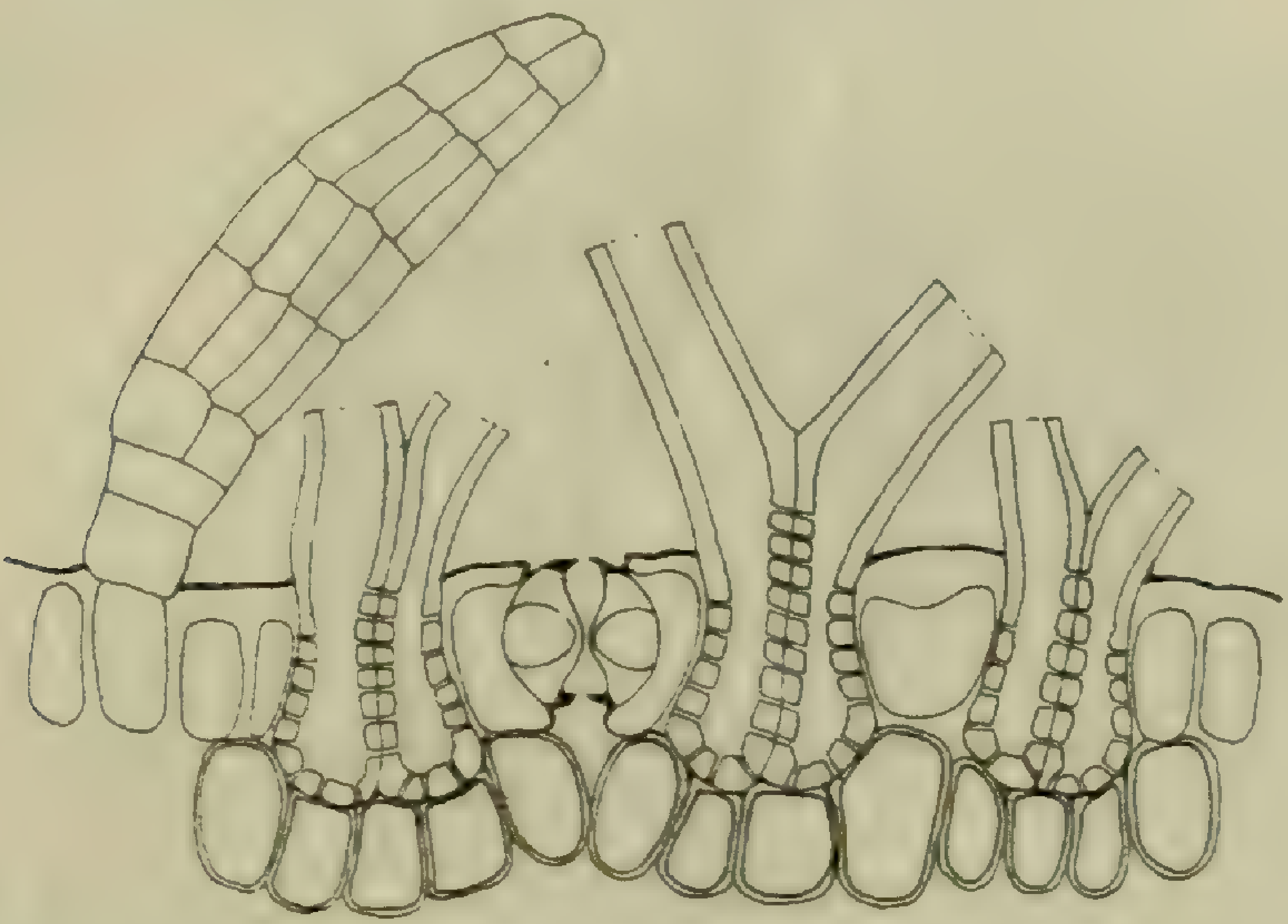


Fig. 7. — Section à travers un pétale d'une fleur épanouie, montrant l'épiderme inférieur avec un poil glandulaire, la base de poils fibreux et un stomate (grossissement 300).

* * *

Traitons maintenant du système pileux du calice. Nous trouvons ici les mêmes poils que sur la corolle, c'est-à-dire des poils fibreux et des poils glandulaires ; cependant ces deux sortes de poils ne se trouvent que dans la partie intérieure du calice, et la seconde seulement dans sa moitié inférieure (fig. 8).

---

(1) Koorders, S. H. : *Ueber die Blütenknospen-Hydathoden einiger tropischer Pflanzen*. Annales du jardin bot. de Buitenzorg, 14,354-477, pl. I-VII, 1897.

Les poils fibreux sont peu nombreux, et apparaissent plus tard que ceux de la corolle. Les poils glandulaires par contre, forment une couche épaisse, et se montrent à peu près au même moment que ceux de la corolle, c'est-à-dire lorsque le bouton a environ 10 mm. de long et 7 mm. d'épaisseur ce qui correspond au moment où le tégument de la semence et la cellule-mère du sac embryonnaire se forment (fig. 9). Il y a beaucoup d'amidon, soit dans les couches intérieures du calice, soit dans les parois du placenta. Dans l'un et l'autre endroit, cette réserve de substances nutritives servira à la création de nouveaux organes : dans le calice à la formation des poils, dans le placenta à celle de l'ovule, et aussi des poils qui y relient les deux bouts des carpelles, et doivent parfaire ainsi la division de l'ovaire en 5 loges.

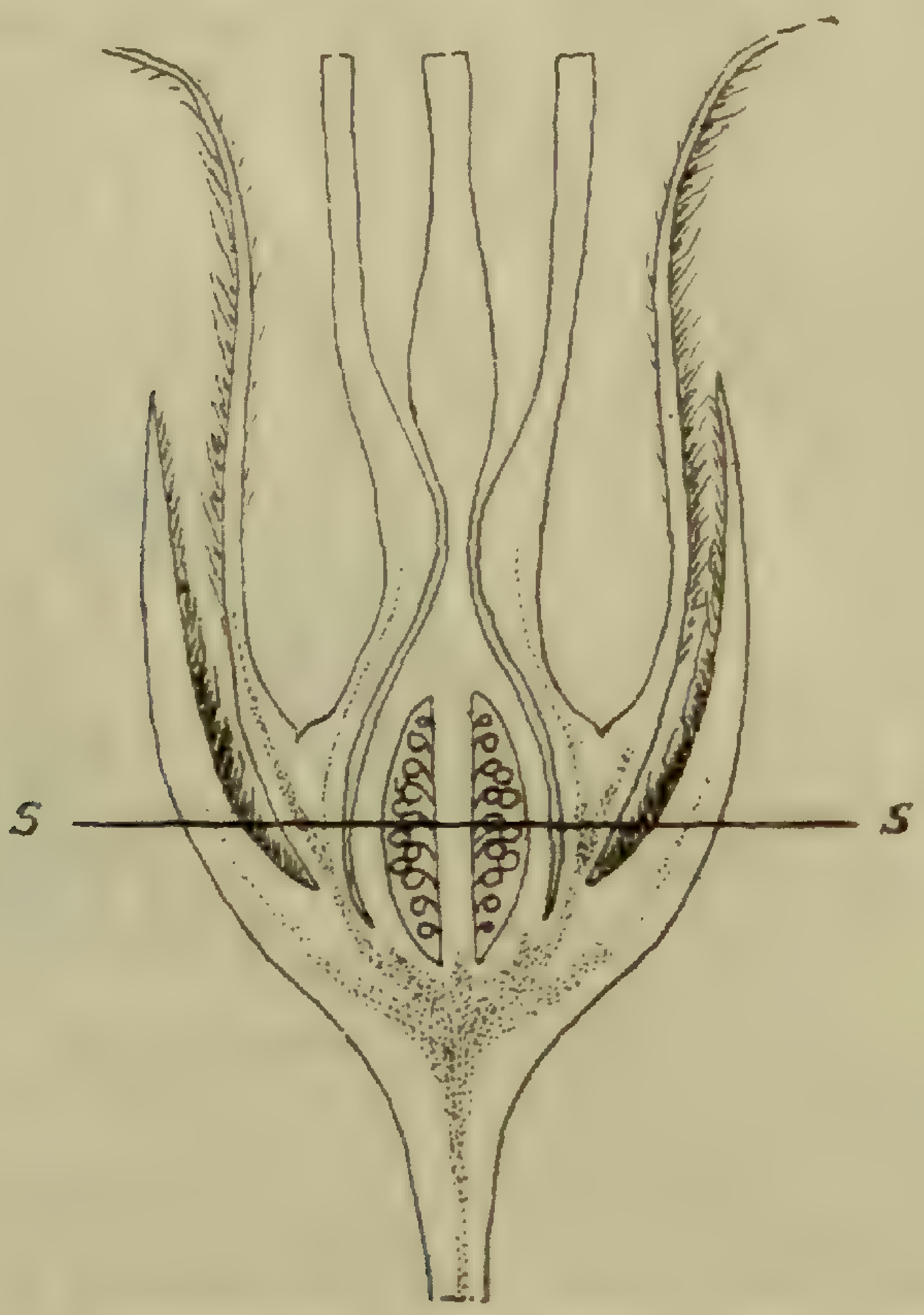


Fig. 8. — Section longitudinale d'une fleur épanouie avec étamines et style coupés à leur sommet (grossissement 3).

Les poils du calice se dirigent tous en avant, c'est-à-dire vers l'ouverture du calice. Si l'on pratique une coupe transversale à travers la fleur, à la place marquée S — S, (fig. 10), on rencontre premièrement l'épaisse paroi du calice, sans poils extérieurs, puis l'anneau des poils du calice, qui prend environ un tiers du diamètre du calice, enfin la base de la corolle et des étamines, soudées ensemble. Nous trouvons ici les cinq principaux faisceaux libéro-ligneux, qui se séparent plus haut dans le sens tangentiel, la partie extérieure étant destinée aux pétales, la partie intérieure aux étamines. Tout à l'intérieur se trouve l'ovaire qui présente nettement cinq carpelles et cinq compartiments avec des ovules.

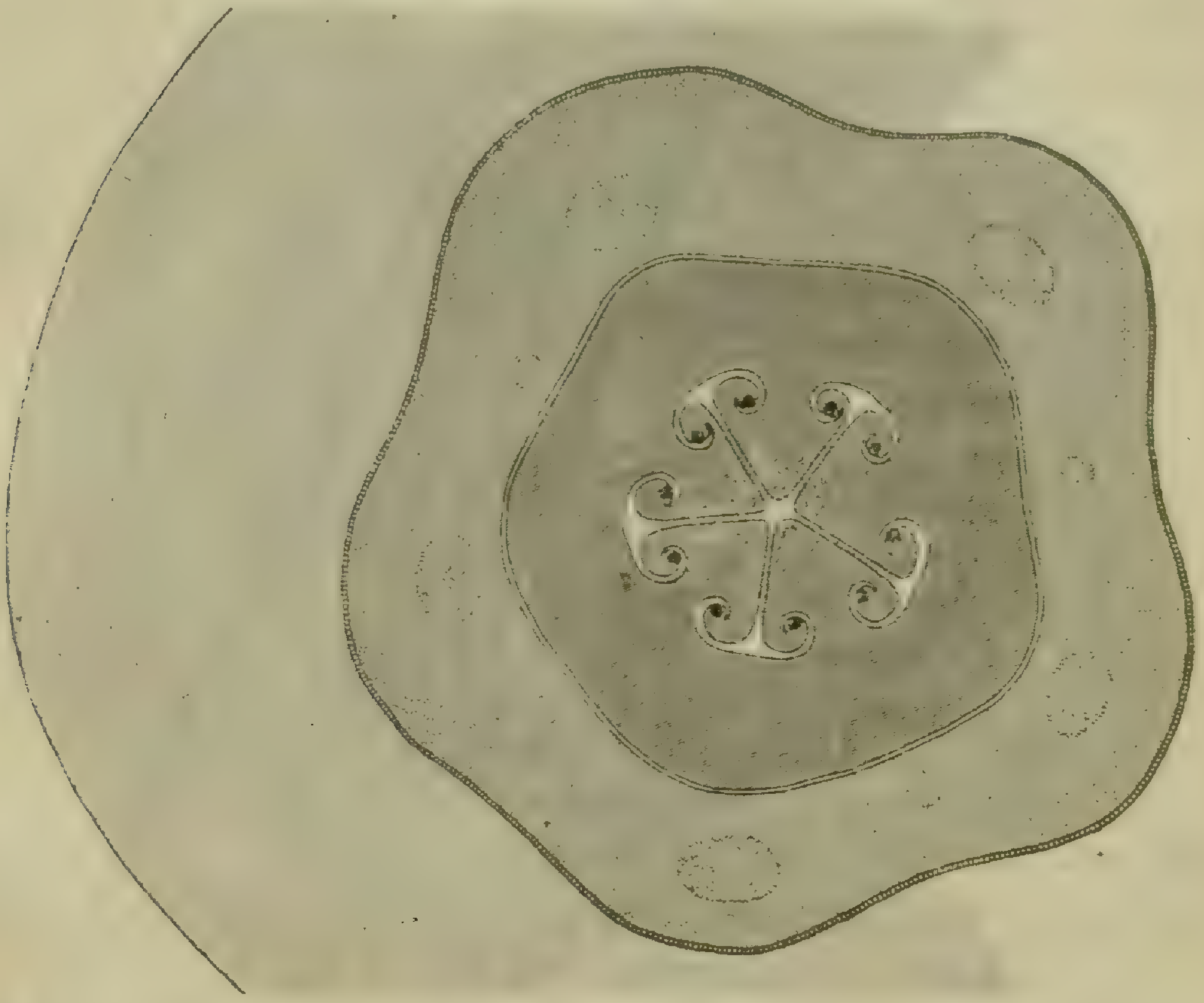


Fig. 9. — Section transversale à la base d'une fleur non encore épanouie d'un diamètre de 7 mm. environ. Apparition des poils glandulaires à l'intérieur du calice (grossissement 12).

Les poils glandulaires entre le calice et l'anneau pétaloïde-staminifère forment une sorte de pseudo-parenchyme que l'on ne peut bien s'expliquer que sur une coupe longitudinale. Comme ils sont placés presque verticalement c'est-à-dire parallèlement au calice et à la corolle, ils se trouvent traversés eux aussi par une section transversale (fig. 11), et chaque poil est composé sur cette coupe de plusieurs cellules qui représentent donc un étage du poil. J'y ai compté jusqu'à 16 cellules, en sorte que nous aurions quatre subdivisions successives par étage. Cela nous montre de quel nombre considérable de cellules peut être composé un de ces poils, puisqu'il y a jusqu'à 20 et plus de ces étages.

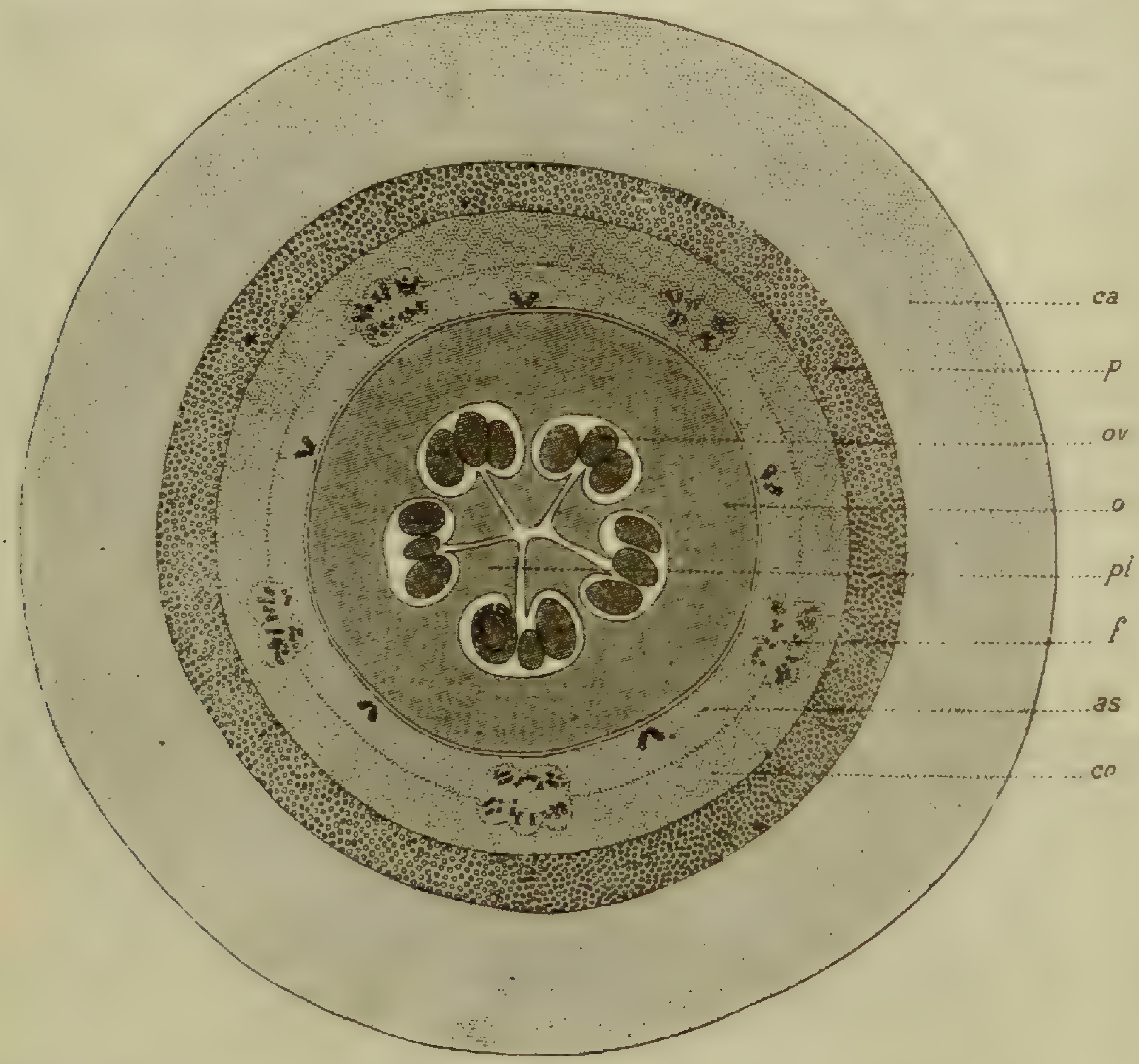


Fig. 10. — Section transversale pratiquée à la place S–S de la fig. 8 : ca, calice ; co, corolle ; as, anneau staminifère ; p, poils ; o, ovaire ; pl, placenta ; ov, ovule ; f, faisceau libéro-ligneux de l'anneau pétaloïde-staminifère (grossissement 6).

On voit ici et là, entre les poils glandulaires, des poils fibreux qui se trouvent également traversés par la coupe transversale ; ils sont un peu plus longs que les poils glandulaires et plus nombreux dans la partie supérieure du calice.

Les poils glandulaires peuvent atteindre dans une fleur épanouie une longueur de 0,4 à 0,5 mm. En ce qui concerne le cytoplasme et les noyaux des poils glandulaires nous pouvons faire les mêmes observations que pour les poils glandulaires de la corolle. Les deux sortes de poils se ressemblent avec cette différence qu'ici tout est plus prononcé.

J'estime que chez *Eriodendron* les poils du calice jouent un rôle quelconque dans la nutrition de la corolle et des étamines pendant leur plein épanouissement. Les faisceaux qui vont dans l'anneau pétaloïde-staminifère sont assez faiblement développés — corolle et étamines ne doivent servir que peu de temps puisqu'elles tombent peu après la fécondation. Pendant la durée généralement courte de l'épanouissement complet, il est possible que la corolle ne reçoive pas assez d'eau au moyen de ses propres faisceaux. Ce sont alors les poils glandulaires du calice qui comblent ce déficit en entourant la base de la corolle d'un manteau humide. Je reconnais qu'ici encore la distinction entre nectaires et hydathodes est très difficile à établir. Il se pourrait qu'il y ait dans l'eau sécrétée une quantité plus ou moins grande de sucre, comme c'est le cas chez *Althæa* par exemple, où nous avons, à la base du calice, de véritables nectaires constitués par des poils analogues aux poils glandulaires d'*Eriodendron*. Ce qui parle en outre en faveur d'une sécrétion de sucre, c'est la présence de grains d'amidon dans les poils glandulaires. Ils sont un peu plus petits que ceux des cellules du calice et montrent la réaction de la dextrine se colorant en rouge par l'iode.

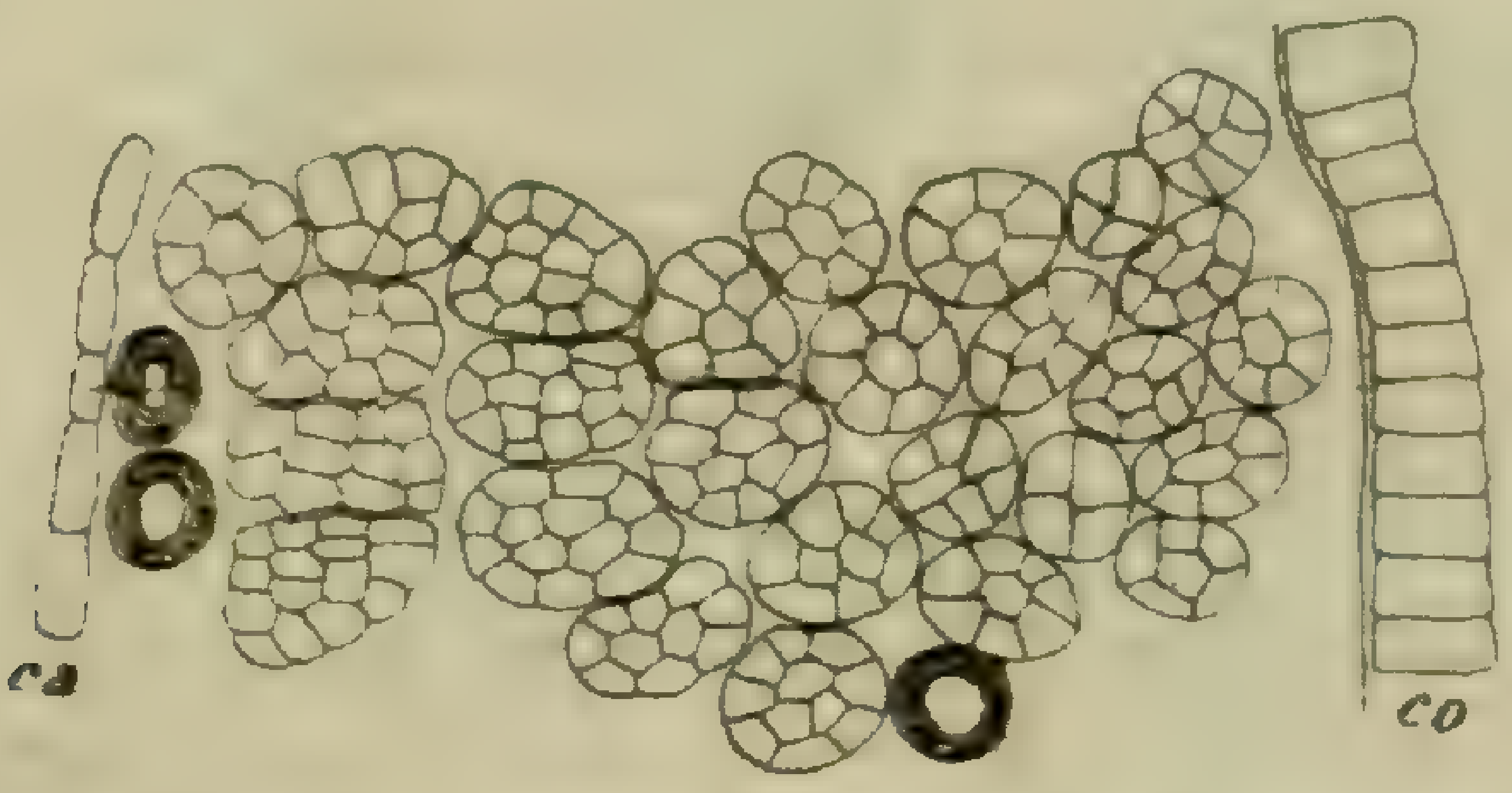


Fig. 11. — Section transversale à travers la région des poils située entre le calice et la corolle. Partie agrandie de la figure précédente (grossissement 200).

Les stomates sont peu nombreux à l'extérieur du calice et un peu enfoncés ; à l'intérieur il font presque complètement défaut. Le calice est donc assez bien protégé contre une trop grande transpiration.

Après la fécondation, la corolle et les étamines ont joué leur rôle. Les sucs qui montent par le pédoncule sont dirigés principalement vers l'ovaire où se développe dès lors une vie intense. L'anneau pétaloïde-staminifère tombe et les poils du calice se flétrissent. Par contre, le calice coriace reste et enveloppe le jeune fruit.

⁂

La troisième sorte de poils, et la plus importante, se développe à l'intérieur de l'ovaire. Lorsque celui-ci a atteint environ 3 cm. de long et un diamètre de 1,3 cm. (fig. 12), on peut observer de place en place parmi les cellules de l'épiderme intérieur du fruit, qui se distinguent par leur richesse en protoplasme, certaines cellules émergeant un peu de la surface (fig. 13). Il y a un dépôt considérable d'amidon dans la couche de cellules située sous l'épiderme. Les faisceaux se terminent dans l'endocarpe, plusieurs couches en dessous de l'épiderme.

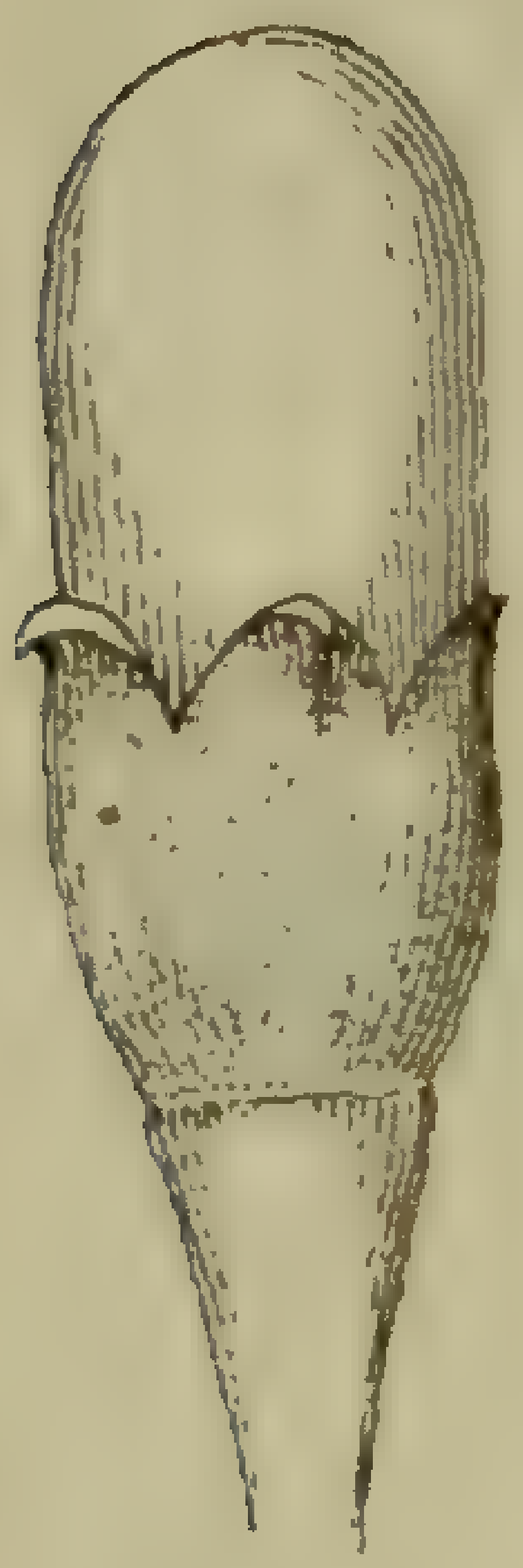


Fig. 12. — Ovaire (de grandeur naturelle) à l'intérieur duquel on peut constater la naissance des poils.

Le premier stade de l'allongement mesuré, lorsque les cellules de l'épiderme à l'état normal ont une longueur de 18 μ et une largeur de 15 μ, est de 25 × 15 μ (fig. 13).

Dès ce moment le développement des poils de kapok devient rapide. Après quelques jours, lorsque le fruit a 4,5 cm. de long et 1,5 cm. d'épaisseur, les poils ont en moyenne 65 μ de long et 24 μ de large. Le noyau cellulaire augmente

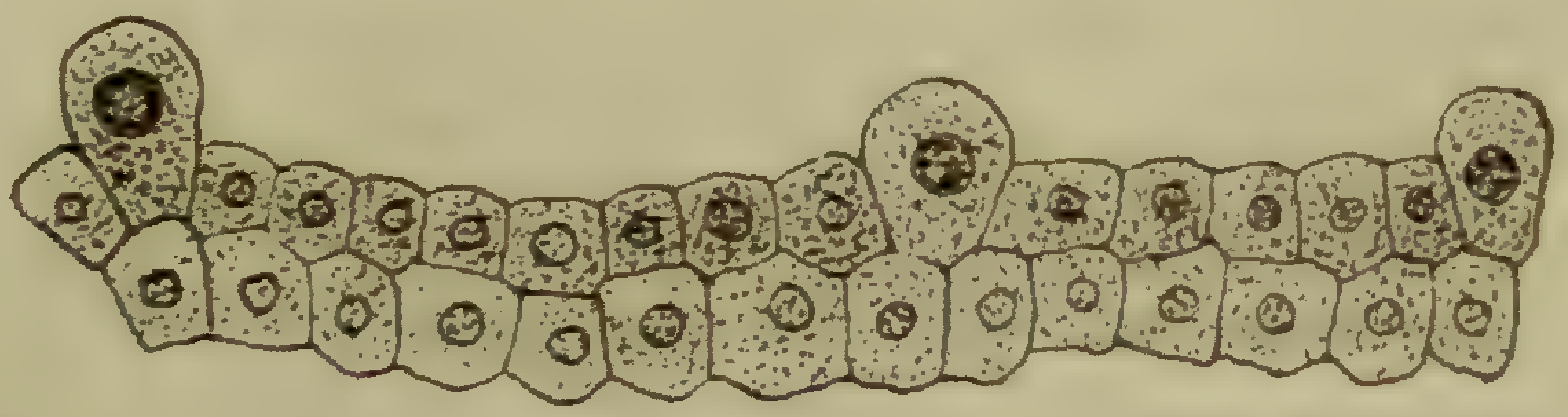


Fig. 13. — Section transversale dans l'épiderme interne du péricarpe, montrant la naissance des poils, (grossissement 420).

aussi très rapidement (fig. 14 b). Quand le fruit a 6 cm. de long et 2 cm. de large, les poils de kapok ont en moyenne 430 μ (fig. 15). Ils ont dans une seule et même capsule des longueurs très différentes, car l'espace entre les semences qui s'agrandissent, d'un côté, et la paroi de la loge ovarienne, de l'autre, n'est pas toujours favorable à leur allongement.

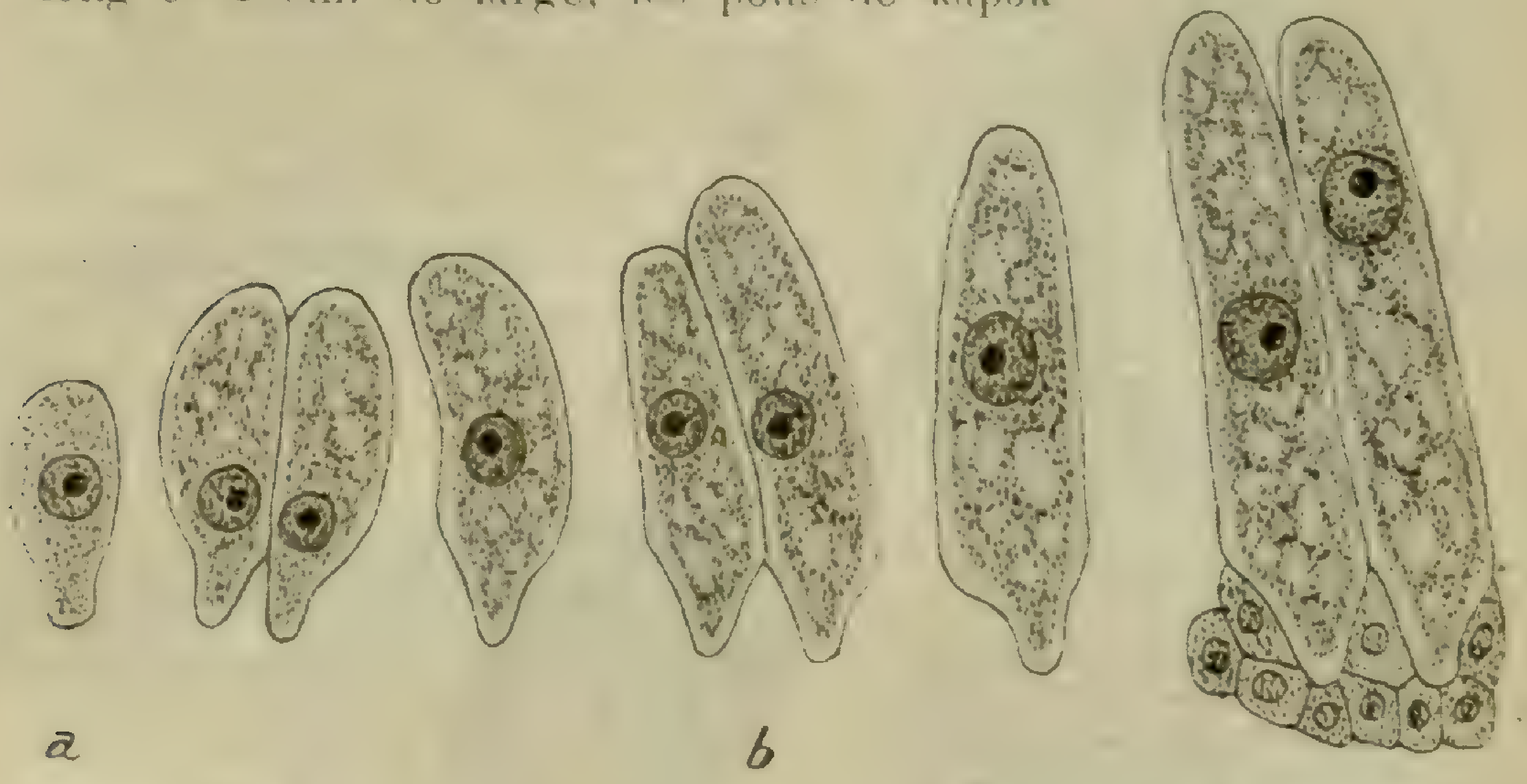


Fig. 14 — Différents stades de développement des poils à l'intérieur du fruit : a, dans un fruit de 4 cm. de long et de 1,4 cm. de large ; b, dans un fruit d'une longueur de 4,5 cm. et d'une largeur de 1,5 cm. (gros. 450).

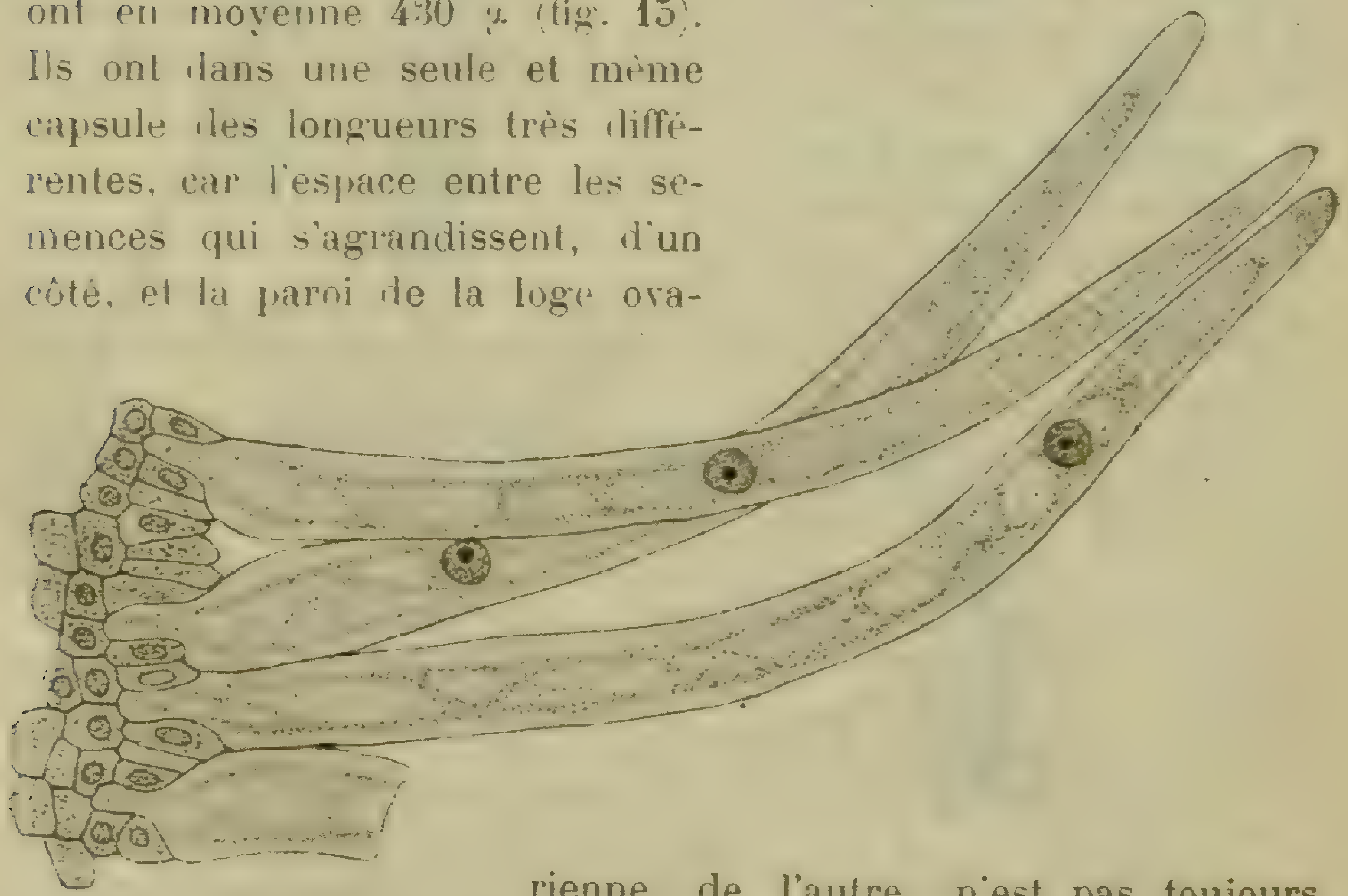


Fig. 15. — Poils de kapok dans un fruit de 6 cm. de long et de 2 cm. de diamètre (grossis. 267).

Très souvent, ils ont leur plus grande longueur au milieu du carpelle

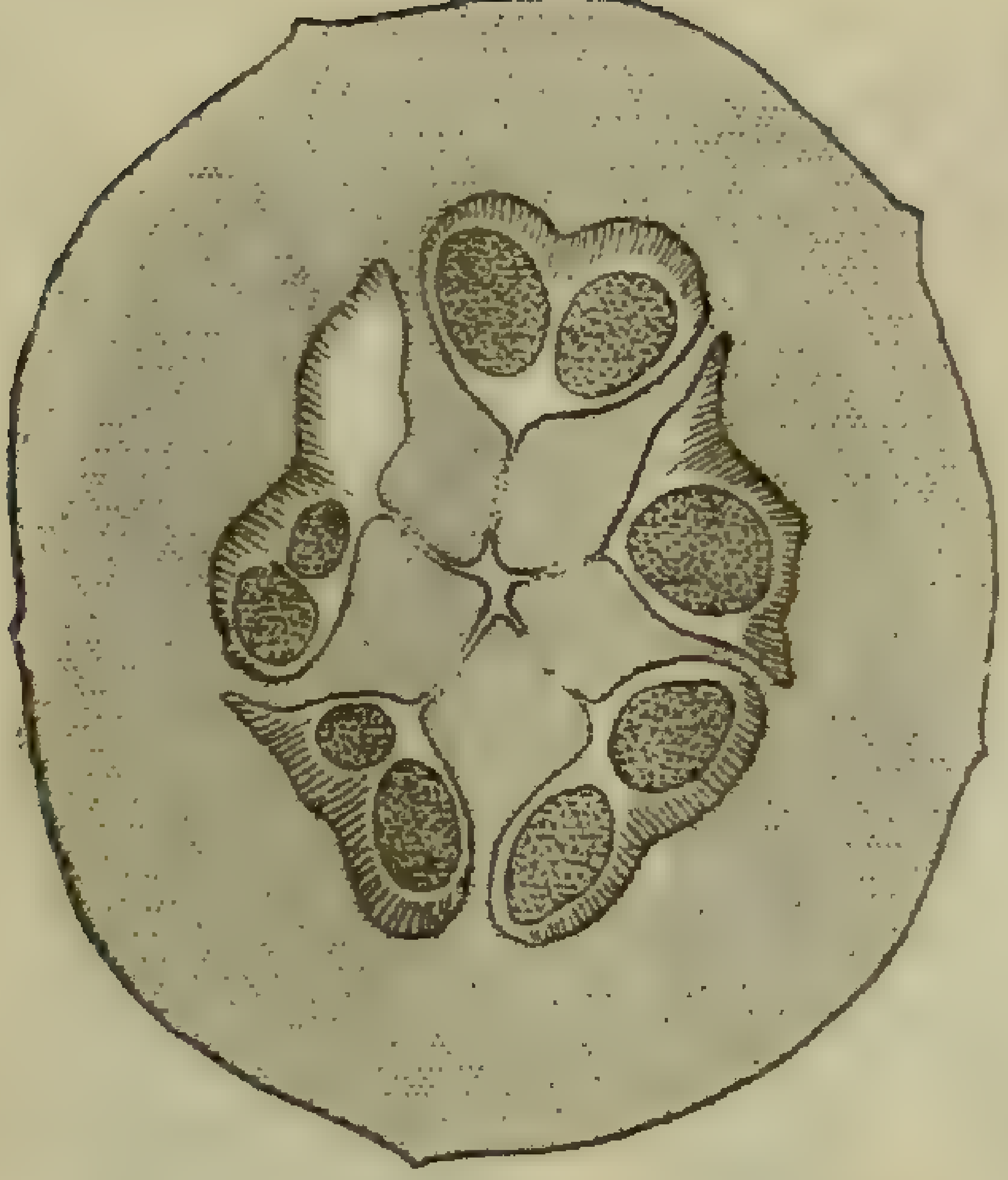


Fig. 16. — Section transversale dans un ovaire de 7,5 cm. de long et de 2,4 cm. de diamètre, montrant les poils dans les espaces entre les ovules (grossissement 2).

et diminuent vers le bord où le carpelle forme le placenta ; l'épiderme de ce dernier n'en possède jamais (fig. 16). Quand le fruit a une longueur de 8 cm. et une largeur de 2,5 cm., les poils mesurent en moyenne plus d'un mm. Ils présentent déjà cette membrane mince en tire-bouchon que l'on rencontre dès lors très souvent et qui nous fait comprendre la grande élasticité du poil de kapok (fig. 17).

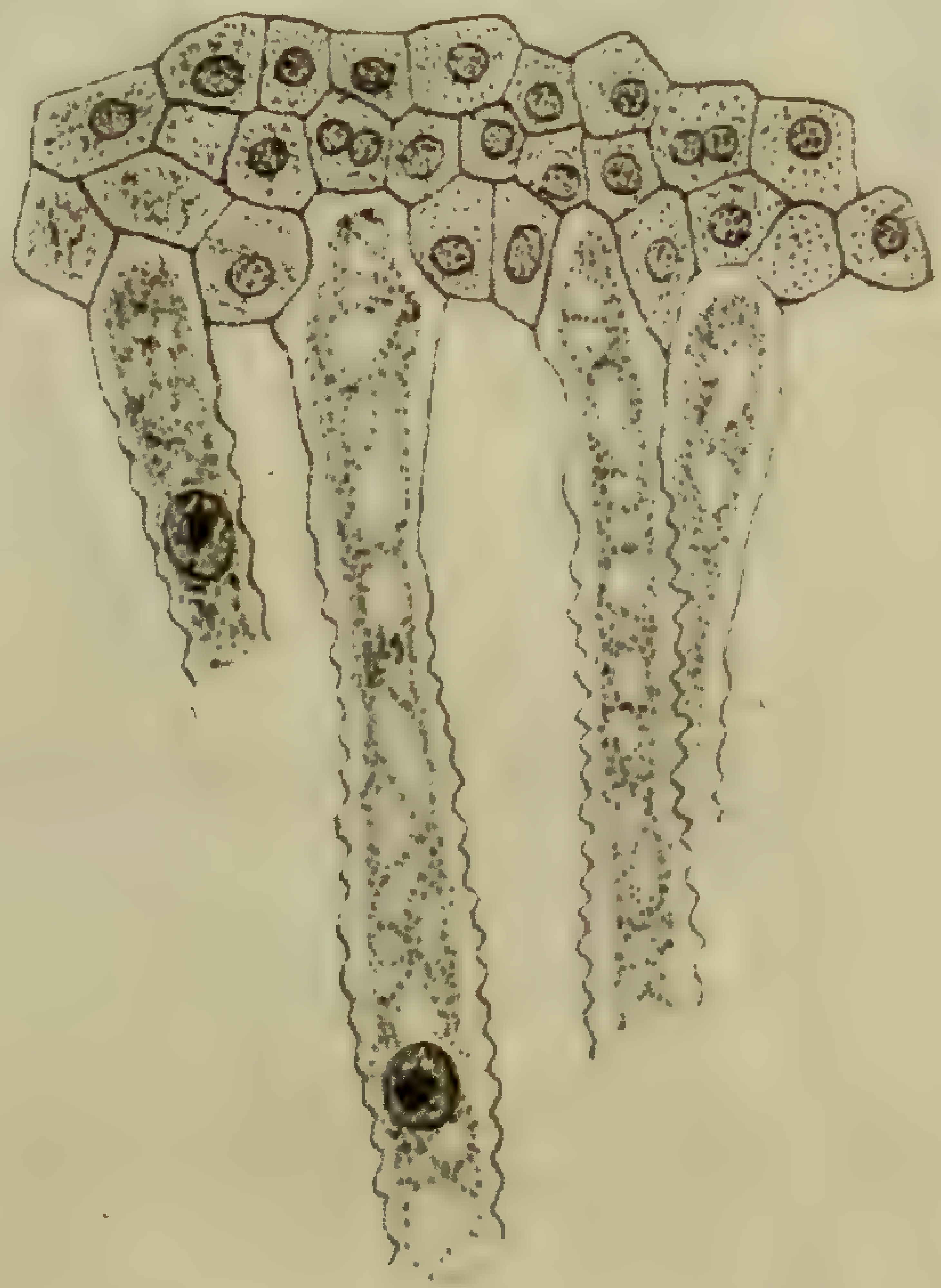


Fig. 17. — Base de poils dans un ovaire de 8 cm. de long et de 2,5 cm. de large (grossissement 300).

Lorsque le fruit s'approche de la maturité, avec 11 cm. de long et 3,5 cm. d'épaisseur, les poils atteignent une longueur d'environ 4 mm. sans que leur diamètre ait beaucoup varié. Leur base bien qu'épaissie reste, contrairement à l'ensemble du poil, cellulosique et présente des ponctuations. Les cellules sous-jacentes sont refoulées comme nous l'avons constaté chez les poils fibreux de la corolle (fig. 18).

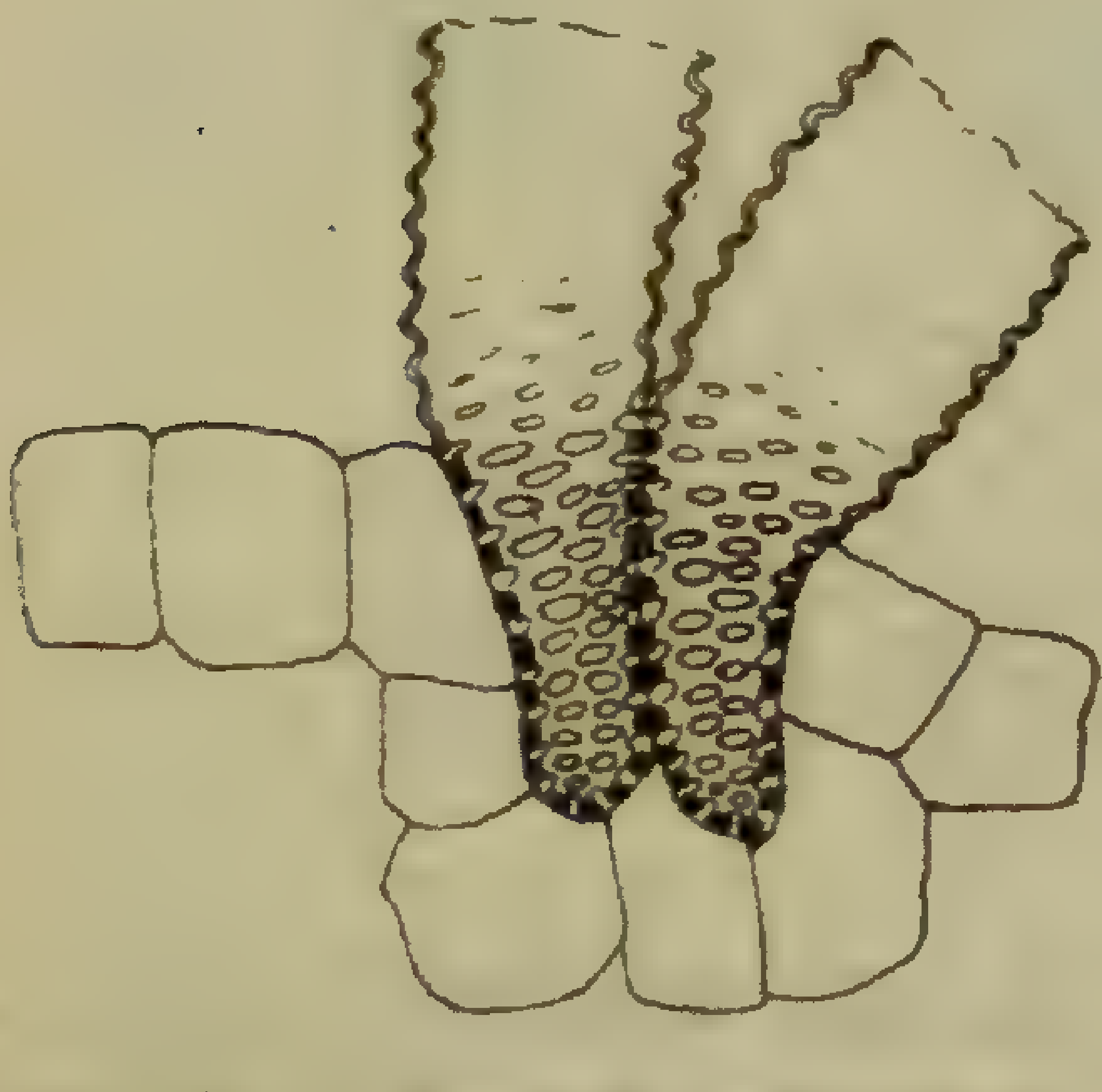


Fig. 18. — Base de poils de 4 mm. de long, à ponctuations, avec membrane en tire-bouchon (grossissement 400).

Une tabelle présentera plus rapidement et plus clairement qu'une description la croissance des poils et de leur noyau.

TABELLE DE MENSURATIONS DE POILS, DE LEURS NOYAU ET NUCLÉOLE A DIFFÉRENTS STADES DE DÉVELOPPEMENT DU FRUIT

	FRUITS		POILS			NOYAUX				NUCLÉOLES			
	Long. en cm.	Diam. en cm.	Long. en µ	Larg. en µ	Volum. en μ^3	Long. en µ	Larg. en µ	Vol. en μ^3	$\frac{N}{C}$	Long. en µ	Larg. en µ	Vol. en μ^3	$\frac{Nn}{N}$
1*			18	15	3181	5	5	65	0.0208	—	—	—	
2	3	1,3	25	15	4418	6	6	113	0,0262	—	—	—	
3	4	1,4	40	16	8042	10	10	523	0.0695	3	3	14	0.0275
4	4,5	1,5	65	24	29409	13	13	1150	0,0407	3,7	3,7	26	0,0231
5	5	1,6	150	25	73640	14	14	1437	0,0199	4	4	33	0.0235
6	5,5	1,8	183	25	89853	15	15	1718	0,0195	4,4	4,4	45	0,0269
7	6	2	430	25	211105	16	15	1885	0,0090	4,5	4.5	48	0,0261
8	7	2,4	850	27	486735	20	16	2680	0,0055	5	5	65	0,0248
9	8	2,5	1100	27	629892	22	16	2948	0,0047	—	—	—	—
10	9	2,8	1500.	25	736406	32	13	2831	0,0038	5,5	5,5	87	0,0317
11	11	3,3	3750	27	2147360	37	12	2790	0,0013	6	6	113	0,0422

*Mensurations de cellules épidermiques de l'endocarpe à l'état de repos dans un fruit plus petit que le Nr. 2.

Pour établir cette tabelle, il a fallu un grand nombre de mensurations, car chaque chiffre dans la colonne des longueurs et des largeurs représente la valeur moyenne de plusieurs mensurations.

Elles ont été exécutées sur des objets fixés au moyen des méthodes de Mann (1) et de Juel (2). Elles sont, comparées à des mensurations sur matériel frais, sans doute un peu trop basses.

(*A suivre*).

---

(1) Acide picrique concentré en solution aqueuse, 3 p. et sublimé corrosif, 8 °/₀, en solution aqueuse de chlorure de sodium, 0,75 °/₀, 1 p.

(2) 100 cc. d'alcool à 50 °/₀, 2 gr. de chlorure de zinc, et 2 gr. d'acide acétique.

LES EUPHORBIÉES
DES
ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

par M. Marcel DENIS

(suite)

CLÉ DE DÉTERMINATION DES *GONIOSTEMA* DES ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

● Pas de cyathophylles au cyathium adulte. Cyathiums gros à glandes très épaisses de 5 mm. de large ou plus.

  ♣ Feuilles lancéolées, atténuées acuminées, de 2 cm. ou moins de large. Fruit partiellement charnu. Laticifères de la zone corticale interne à membrane très épaissie.
  14. *E. pachysantha Bkr.*

  ♣ Feuilles largement elliptiques, finement acuminées de 3^c 5 à 5^c de large. Fruit sec. Laticifères de la zone corticale interne à membrane non épaissie, mais à cavité très grande.
  15. *E. Pirahazo Jum.*

● Des cyathophylles au cyathium adulte, plus ou moins développées. Cyathiums petits à glandes de moins de 5 mm. de large.

  △ Cyathiums à extrémité jaune soufre, poilues, présentant 2-3 glandes rouges profondément creusées de gorge.
  16. *E. Antso. nov. sp.*

  △ Cyathiums sans extrémité jaune soufre, possédant des glandes entières jamais creusées de gorge.

    O Cyathiums groupés en cymes avec des cyathophylles largement étalées au sommet (au moins 5 mm.).

      + Feuilles groupées à l'extrémité des rameaux. 5 glandes et 5 bractées au cyathium. Pas d'entre-nœud entre le cyathium et les cyathophylles.

        — Feuilles molles caduques à mucron dépassant le sommet aigu. Cyathiums unisexués. Epid. inf. des feuilles papilleux.
        18. *E. aprica H. Bn.*

        — Feuilles coriaces persistantes sans mucron. Cyathiums hermaphrodites. Epid. inf. des f. non papilleux.

          × Feuilles oblongues lancéolées.
          25. *E. Thuarsiana H. Bn.*

× Feuilles obovales spatulées.
24. *E. Commersonii (H. Bn.) nob. emend.*

+ Feuilles éparses. A. 6 glandes et 6 bractées au cyathium. Pas d'entre-nœud entre le cyathium et les cyathophylles.
20. *E. hexadenia nom. nov.*

B. 5 glandes et 5 bractées au cyathium. Entre-nœud entre le cyathium et les cyathophylles.
23. *E. daphnoides Balf. f.*

O Cyathiums ne présentant pas à la fois ces caractères, c'est-à-dire cyathiums en ombelle avec des cyathophylles étalées, ou cyathiums en cymes, isolés ou en glomérules et à cyathophylles non étalées.

⊖ Entre-nœud séparant le cyathium des cyathophylles, bien développé. Plante longtemps charnue décombante, ou sarmenteuse, à feuilles éparses.
22. *E. orthoclada Bkr.*

⊖ Pas d'entre-nœud entre le cyathium et les cyathophylles. Arbres ou arbrisseaux ligneux, ni sarmenteux, ni décombants, ni charnus.

↚ Feuilles groupées au sommet des rameaux.

A Feuilles obcordées de 3 mm. de large. Cyathiums hermaphrodites.
26. *E. obcordata nov. sp.*

B. Feuilles non obcordées de $1^c,5$-5×1^c-$2^c,5$. Cyathiums en ombelle avec des cyathophylles dépassant nettement le cyathium et de 2 mm. environ de large. Cyathiums unisexués.
21. *E. erythroxyloides Bkr.*

C. Feuilles non obcordées, plus grandes. Cyathiums isolés, en ombelle ou en cyme, avec des cyathophylles dépassant au plus le cyathium de leur extrémité et ayant moins de 2 mm. de large. Cyathiums unisexués.

> Cyme très rameuse, à nombreux cyathiums.
19. *E. betacea H. Bn.*

> Cyme peu rameuse, à 4 cyathiums au plus ou bien ombelle ou cyathiums isolés.

= Cyathiums isolés ou en ombelle.

▿ Feuilles obovales acuminées de 17^c-$4^c \times 4^c,5$-$2^c,2$. Fruit à coques peu aplaties.
28. *E. Boivini Boiss.*

▿ Feuilles elliptiques lancéolées mucronées ou non mais pas acuminées de $6^c,5 \times 3^c$-2^c. Fruit à coques aplaties latéralement.
17. *E. pyrifolia Lk.*

= Cyathiums isolés ou en cyme. Feuilles ovales oblongues ou spatulées, aiguës ou acuminées de $15^{c},5-6^{c},5 \times 5^{c},3-3^{c},1$. Petites cymes de 3 cyathiums ♂, par groupes de 5-7.
27. *E. physoclada Boiss.*

✢— Feuilles éparses.
★ Fruit échiné. Pétioles et jeunes rameaux velus.
30. *E. Pervilleana H. Bn.*

★ Fruit non échiné. Pétiole et jeunes rameaux glabres.
⚹ Fruit globuleux. Rameaux noueux, jaune brunâtre partout. Cyathiums par 1-2.
29. *E. Mancinella H. Bn.*

⚹ Fruit non globuleux. Rameaux non noueux, non jaune brunâtre. Cyathiums par plus de 4 en cymes plus ou moins rameuses.
⊠ Feuilles persistantes. Cyathiums glabres ou velus à l'extrémité libre des bractées seulement.
① Feuilles de $8^{c}-5^{c} \times 2^{c},5-1^{c},5$. Cyathiums en cymes ramifiées.
32. *E. tetraptera Bkr.*

① Feuilles de $4^{c}-3^{c} \times 1^{c},5-1$. Cyathiums en cymes appauvries.
33. *E. Bakeriana H. Bn.*

⊠ Feuilles caduques. Cyathiums poilus.
31. *E. adenopoda H. Bn.*

β Sous-Section : *RHIZANTHIUM*

Rhizanthium 1862, E. Boissier (27). — *Treisia* 1880, G. Bentham et J.-D Hooker (22). — 1896, F. Pax (108).

Herbes sans tige aparente, à rhizome épais hypogé et à feuilles réunies en rosette. Cyathiums hermaphrodites ou non, réunis en ombelles de cymes plus ou moins grandes. Cyathophylles nettement développées et pétaloïdes. Bractées des fleurs mâles laciniées. Capsule sèche tricoque.

Le Cap — Madagascar — Inde.

Ce groupe ne comprend qu'une espèce à Madagascar, l'*E. primulæfolia* très plastique et très polymorphe. Baker en a donné une description incomplète que j'ai entièrement reprise.

34. *Euphorbia primulæfolia* Bkr.

E. primulæfolia 1881, J.-G. Baker (9 bis). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105).

— 1912, H, Poisson (122). = *E. subapoda* 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Tige formant un tubercule hypogé, à l'extrémité duquel s'insèrent 4-6 feuilles étalées en rosette sur le sol. Feuilles de forme et de grandeur très variables selon les conditions de vie (voir plus loin). Cyathiums hermaphrodites réunis en cymes. Bractées des ramifications de la cyme larges. Cyathophylles blanches, pétaloïdes. 5 glandes oblongues, au même niveau que les extrémités libres, fimbriées, des 5 bractées. Fleurs mâles, à bractées laciniées à la fin. Styles aussi longs que l'ovaire, libres dès leur tiers inférieur. Fruit glabre.

Vernac. Soamalondona (h), *Tangemboalavo* (h), *Tangerimboalavo* (h), A. Dandouau [45].

Madagascar. — *sin. oc.* (Douliot !) (Baron 1910 ! 5465 !).

De la côle ouest aux Montagnes du Centre : Majunga ; bois sablonneux (Perrier de la Bathie 12347 !). — Bois sablonneux : Manongarivo (Ambongo), bois rocailleux calcaires du Kamakama (causse d'Ankara) : pelouses basaltiques, plateau d'Antanimena entre la Mahavavy et la Betsiboka ; Rochers boisés gneissiques, humides : Firingalava entre Mevetanana et Andriba (Perrier de la Bathie 569 !). — Rocailles gneissiques ombragées au bord du Bemarivo (Perrier de la Bathie 9596 !) ; rocailles basaltiques à Antanimena (Boina) (Perrier de la Bathie 12334 !). — Sables ombragés sur les dunes de Beronono, sur le Mahazombe (Boina) (Perrier de la Bathie 9598 !). — Antsirabé (Hildebrandt 3587 !) (Waterlot !). au Mt Tritrivo (R. Viguier et H. Humbert 1290 !), latérites basaltiques (Perrier de la Bathie 9653 !), prairies ne brûlant plus par suite de la rareté des herbes (Perrier de la Bathie 9733 !). — Province d'Ambositra, rocailles de quartzités entre Ambatomainty et Itremo, vers 1800 m. (Perrier de la Bathie 9679 !).

Cette espèce varie à l'infini. On peut distinguer cependant 4 formes correspondant à 4 types de stations :

a) forme de la région centrale et des basaltes, variable C'est *l'E. primulæfolia* type, de Baker, avec ses feuilles ovales de Primevère.

b) forme des quartzites de la région centrale, invariable. Le N° 9679 de *Perrier de la Bâthie* présente un rhizôme constitué par une grosse masse charnue irrégulière, pouvant peser plusieurs kilogs. se divisant dans la moitié supérieure en 5-10 rameaux entiers ou bifurqués, épais, de 5-10 cm. de long faiblement spinuleux au sommet. Tous ces rameaux et la masse renflée du rhizôme sont souterrains. Au niveau du sol viennent s'étaler 3-5 feuilles en rosette et s'épanouir 2-3 cyathiums jaune-pâle.

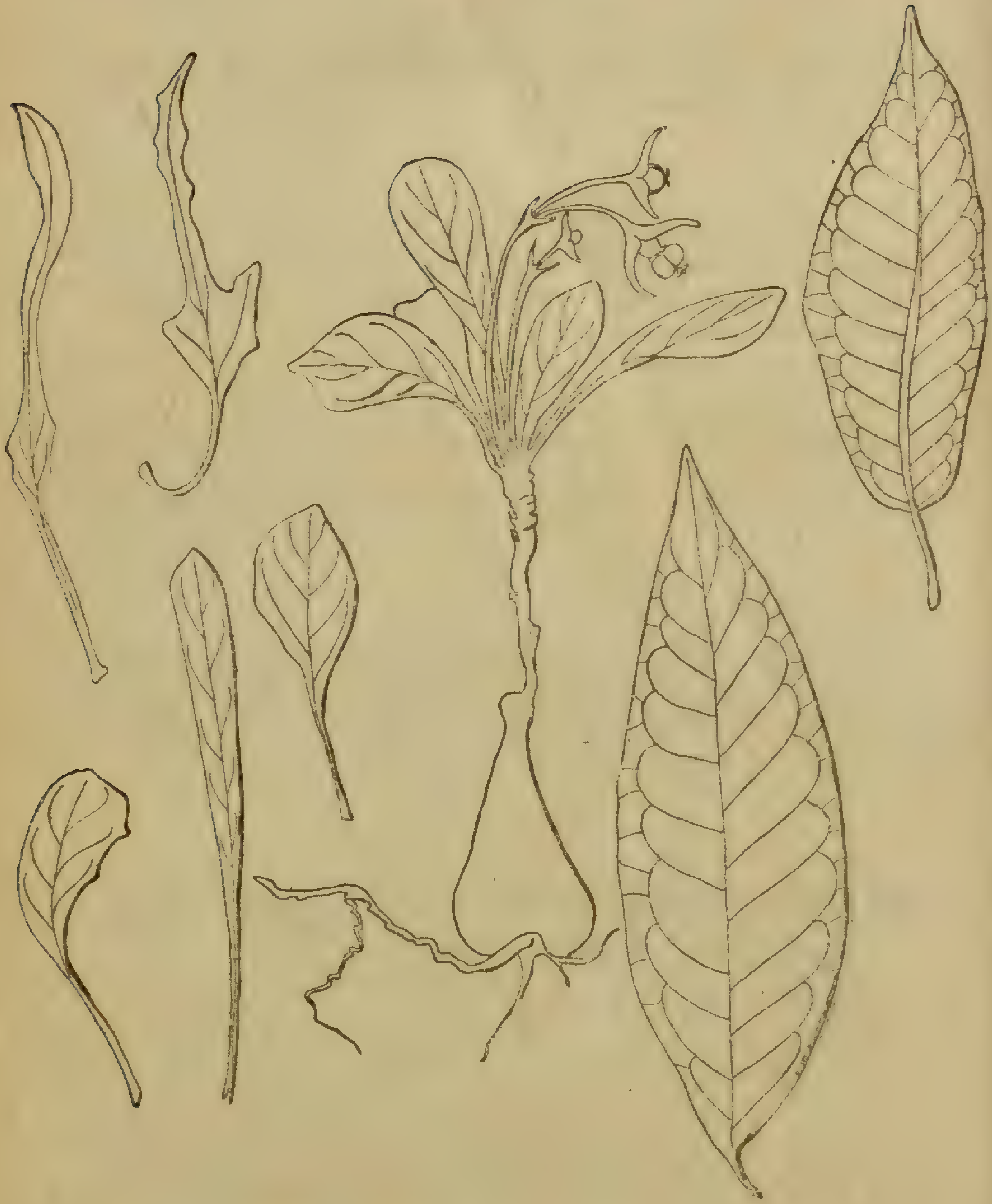


Fig. 16. — *Euphorbia primulæfolia* Bkr. à rhizôme tuberculeux. A gauche, quelques types de feuilles appartenant aux formes des rocailles dénudées de l'Ouest. A droite, feuilles des formes habitant les bois sablonneux de l'Ouest.

c) forme des basaltes de la région occidentale, très variable. Quoique constante sur le même individu, la forme des feuilles est extrêmement variable d'un individu à un autre. Tantôt entières, les feuilles peuvent être aussi lobées, crispées, le limbe peut être linéaire, lancéolé, plus ou moins arrondi, hasté, etc.

d) forme des sables de la région occidentale, variable. Les feuilles vert-sombre maculé de blanc et rouge en dessous sont lancéolées de 8-11 × 3-4 à bord entier ou crispé.

Dans toutes ces formes; le tubercule varie énormément et peut être tantôt arrondi, tantôt napiforme.

Etant donné le polymorphisme de l'*E. primulæfolia* on peut considérer *l'E. subapoda* comme une simple forme de cette espèce. La présence de petits aiguillons bien visibles à la base de la feuille chez *E. subapoda* ne saurait établir une distinction ayant quelque valeur car l'*E. primulæfolia* peut présenter cette particularité. L'absence de tubercule chez l'*E. subapoda* n'est qu'apparente car le type est certainement incomplet. La tubérisation est due à l'hypertrophie des cellules du parenchyme ligneux qui se gorgent d'amidon.

γ Sous-Section : *DIACANTHIUM*

Diacanthium 1862, E. Boissier (27). — 1866, id. (28). — 1880, G. Bentham et J.-D. Hooker (22). — 1896, F. Pax (108). — 1904, id. (109). = *Anthacantha* 1855, C. Lemaire (87). = *Sterigmanthe* 1860, Klotzsch et Garcke (85).

Arbustes à feuilles éparses, groupées ou nulles. Rameaux cylindriques, polygonaux ou ailés, portant des épines isolées ou groupées, entières ou découpées et de longueur variable. Cyathiums hermaphrodites ou unisexués, réunis en cymes laches ou denses, rarement isolés. Cyathophylles plus ou moins developpées et quelquefois pétaloïdes. Bractées des fleurs mâles laciniées. Capsule sèche tricoque.

Surtout en Afrique et à Madagascar — Asie.

Le groupe des *Diacanthium* comprend des Euphorbes très inégalement connues et il est impossible, à l'heure actuelle, d'en faire une classification rationnelle. Il est même très difficile de les distinguer avec les seuls caractères d'ordre végétatif qu'on invoque généralement, parce qu'à moins de cas bien tranchés, on trouve entre les différentes formes des intermédiaires nombreux. Pax [109] se base sur la présence ou l'absence de feuilles, le nombre de côtes dans les rameaux épineux, la longueur des épines, pour distinguer les espèces africaines de cette section. En ce qui concerne les *Diacanthium* malgaches, ces caractères ne me paraissent pas présenter une grande fixité et n'ont qu'une valeur systématique assez faible. Sur une même plante le nombre de côtes varie de la base au sommet, la longueur des épines est fonction de l'âge, du degré de ramification et des conditions écologiques. Le climat a aussi une influence sur la présence et le développement de la feuille.

L'absence de ces organes sur les échantillons d'herbier peut être due à la négligence du collecteur ou à sa méconnaissance des états successifs d'une même plante. Il est donc difficile d'en tirer des déductions assurées. En particulier on ne doit avoir aucune confiance dans la distinction établie par J. Costantin et J. Gallaud [clé dichot. 41] entre les *Diacanthium* à feuilles connues et les *Diacanthium* à feuilles inconnues.

Il y a, dans les flores, des descriptions d'Euphorbes faites sur des échantillons stériles et uniques qui n'ont pas grand intérêt. Ou bien la description est vague et peut s'appliquer à plusieurs espèces, ou bien la description est trop précise et — étant donnée la variabilité des caractères sur lesquels elle repose — elle risque de n'avoir qu'une valeur individuelle.

On doit, en règle générale, se dispenser de créer des espèces sur des échantillons stériles, à moins que les particularités d'ordre végétatif soient telles, qu'elles permettent de distinguer aisément et sûrement des espèces voisines, l'objet que l'on observe.

J'ai établi mes distinctions spécifiques sur des caractères tirés du cyathium, caractères qui me paraissent autrement stables et définis que ceux que présente l'appareil végétatif. La longueur des bractées, la villosité des cyathophylles et de l'ovaire, le degré de soudure et de ramification des styles, l'hermaphrodisme ou l'unisexualité du cyathium, tout cela est d'une tout autre valeur systématique que la longueur des épines et la présence ou l'absence de feuilles.

Au point de vue structural, toutes les Euphorbes malgaches de ce groupe sont d'une très grande homogénéité et la méthode anatonique n'offre aucune aide discriminative. La tige d *E. splendens* qui a déjà fait l'objet d'études nombreuses : Dommel 52], Solereder [134]. Boosfeld [31] nous servira de type structural.

Les formations péridermiques constituées par quelques assises

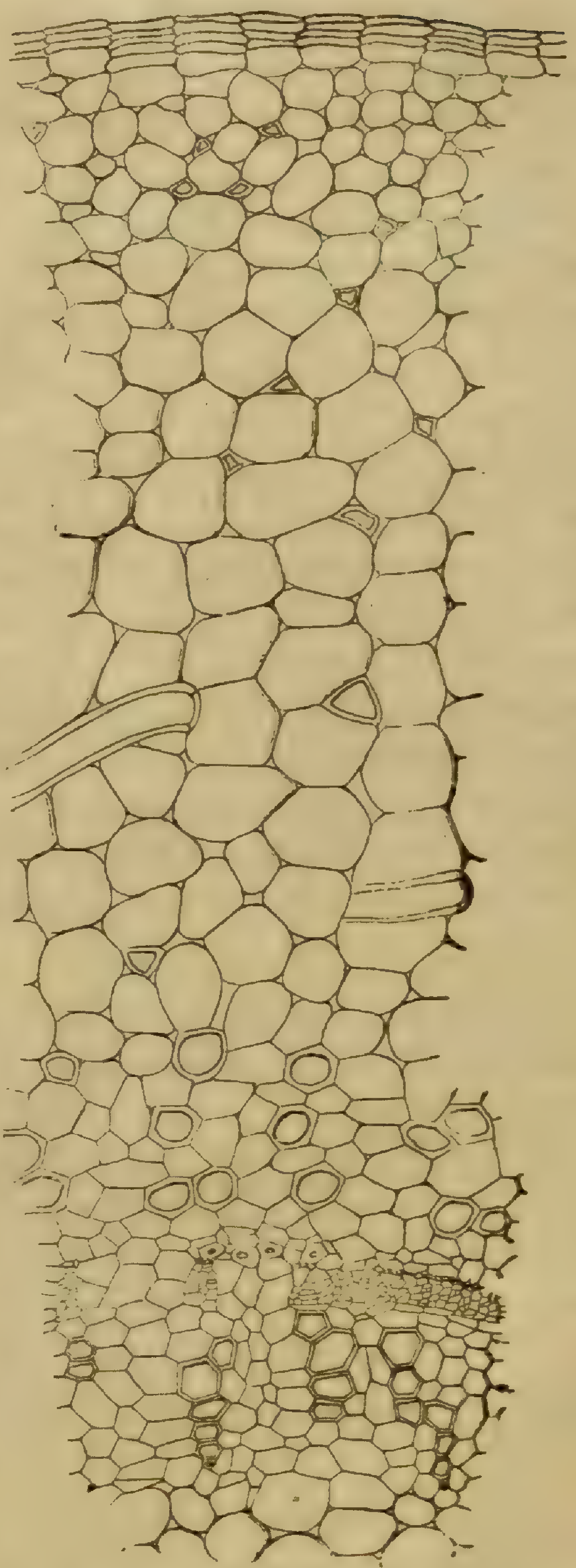


Fig. 17. — Coupe transversale dans une tige d'*Euphorbia splendens (Boj.) nob. emend* × 130.

apparaissent très tôt. Les cellules phellodermiques sont remplies, ainsi que les cellules corticales externes, de sphérocristaux [Dietz 51].

L'écorce comprend une vingtaine d'éléments cellulaires arrondis, les plus grands dans la région interne, présentant partout de très petits méats intercellulaires. On trouve quelquefois [Gaucher 65] des nodules résineux dans l'écorce.

Les laticifères, déjà étudiés par de Bary [17], toujours très visibles grâce à l'épaisseur de leur membrane, se trouvent çà et là dans l'écorce, et surtout dans la région interne, disposés en groupes au dessus des premiers éléments libériens qui se résorbent. Des fibres cellulosiques épaisses, se trouvent au niveau de ces éléments transitoires. Les formations libéro-ligneuses ne sont jamais très considérables même dans les vieilles tiges [Daniel 46]. Les cellules médullaires arrondies, plus lâches que les éléments corticaux présentent çà et là quelques laticifères. Je rappelle que les épines ou crètes stipulaires des *Diacanthium* sont en partie, dépendantes de la feuille au point de vue conducteur et sont, par conséquent, l'homologue de stipules.

A la suite de Baillon et de Boissier on a l'habitude de placer dans les *Goniostema*, les *E. leuconeura*, *E. lophogona*, *E. Boissieri*. Toutes ces plantes qui ont des crètes verticales plus ou moins laciniées se rapprochent naturellement des *Diacanthium*. Ce transfert ne peut que faire gagner en homogénéité le groupe des *Goniostema* vers lequel d'ailleurs ces quelques espèces constituent un terme de passage.

Les *Diacanthium* malgaches peuvent se grouper naturellement de la façon suivante :

GROUPEMENT NATUREL DES *DIACANTHIUM*

A De nombreux cyathiums stériles dans la cyme qui est très condensée :

35. *Euphorbia Caput aureum* nov. sp.

Tige pentagone, peu tordue en spirale, d'abord droite, puis plus ou moins ramifiée selon les conditions de vie, à latex blanc visqueux. Epines simples, de 8-12 mm. de long, subcylindriques, parfois flanquées à la base d'épines plus petites. Feuilles obovales spatulées, longuement atténuées à la base, à sommet mucroné, de 3^c-12^c × 2^c,3-5^c, à limbe épais, cassant et à 7-8 paires de nervures ramifiées non saillantes. *Inflorescence subsessile de 10-20 cyathiums subsessiles, jaune d'or, réunis en glomérule dense. Cyathiums* poilus, à 5 glandes elliptiques, alternant avec les 5 bractées, *tous stériles sauf ceux qui terminent les dernières ramifications de la cyme lesquels sont hermaphrodites. Cyathophylles poilues, jaune d'or.* Fleurs mâles hirsutes sous les anthères, à pédicelles glabres. Fleur femelle, glabre, pédicellée, à styles libres dans la moitié supérieure, 2 fois plus longs que l'ovaire. Capsule peu poilue. Graine lisse, fovéolée, ovale, de 2 mm.,5 à 1 mm.,5 (1).

Madagascar. — *Région de l'Ouest.* Rocailles grèseuses dénudées du Mt Mahabenofo vers 450 m. (Perrier de la Bathie 10647 ! 10695 !).

Cette espèce, remarquable par sa cyme en glomérule jaune d'or, est bien caractérisée par ses cyathiums tous stériles à l'exception de ceux qui terminent les dernières ramifications de la cyme.

Δ Cyathiums tous pourvus de fleurs.

— Cyathiums unisexués.

> Portés sur un pédoncule commun :

36. *Euphorbia Viguieri* nov. sp.

Arbuste de 0^m,40 à 1^m,50, à tige épaisse, pentagone et revêtue aux angles de crêtes stipulaires épineuses, laciniées. Feuilles groupées à l'extrémité des rameaux de 15^c-25^c × 5^c-8^c obovales, ou elliptiques en coin à la base, avec un pétiole de 2^{cm},5 à 5 cm., obscurément arrondies au sommet et mucronées, glabres, à nervure centrale bien marquée, aplatie et à nervures secondaires parallèles, partant presque perpendiculairement de la nervure principale. *Cyathiums unisexués, subsessiles groupés par 12 environ en une cyme*

---

(1) *Frutex, ramis spiraliter pentagonis, spinis 8-12 mm. longis; foliis obovato spatulatis, mucronatis, crassis; cymis sessillis; cyathiis sessilibus, sterilis, sed ad apicem ramulorum cymæ hermaphroditis, flavido-villosis; capsula glabrescente; seminibus laevibus foveolatis.*

pédonculée (4 cm.) glabre, avec des bractées scarieuses glabres. *Cyathophylles rouge vif, glabres*, dépassant le cyathium, non étalées au dehors en une lame aplatie. Cyathiums mâles et femelles sur des pieds différents, poussant avant les feuilles dans les endroits secs et avec les feuilles dans les endroits humides. Bractées longues, un peu fimbriées sur les bords, réunies en un involucre doliiforme. Glandes petites, peltées, enfoncées entre les bractées. Fleurs mâles accompagnées d'appendices déchirés. Styles longuement soudés, libres au sommet. Capsule glabre. Graines arrondies tuberculées (1).

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 5461 !).

Région de l'Est : Ste Marie de Madagascar. Dans les bois, au bord de la mer, au-dessous d'Antharène (Boivin !).

Région de l'Ouest : Belumbo, près Mevetanana, dans les bois rocailleux granitiques (Perrier de la Bathie 949 !), sur les gneiss ou calcaires (Ambongo et Boina), Montagne des Français, à Diego-Suarez (*teste* Perrier de la Bathie).

J'ai réuni sous le même nom, les matériaux de Perrier de la Bâthie qui étaient en très bon état, avec les échantillons incomplets de Boivin que Baillon avait rapportés à l'*E. lophogona*. Cette espèce est bien distincte de toutes les espèces voisines de Madagascar par son cyathium unisexué.

> Cyathiums réunis en glomérule dense.

37. *Euphorbia Insulæ Europæ* Pax.

E. Insulæ Europæ 1909, F. Pax (110).

Arbre épineux, à nombreux rameaux courts, aphylles, glabres, charnus. *Cyathiums réunis en glomérules denses, terminaux*, étroits, *probablement unisexués*. Lobes du cyathium incisés dentés. Glandes transversalement ovales. 20-25 fleurs mâles dans le cyathium, à pédicelle sub-filamenteux épaissi. Fleur femelle et fruit inconnus.

Europa (Voeltzkow 291).

Dans cette espèce, mal connue, les cyathiums unisexués (?) sont réunis en glomérules denses non pédonculés, tandis qu'un long pédoncule les supporte chez l'*E. Viguieri*.

---

(1) *Frutex 0m,40-1m,50 altus, caule apice folioso, spinis cristæformibus et scariosæ fimbriato laceris in cristas continuas secus angulos caulis coalitis ; foliis obovatis vel ellipticis (15-25c × 5-8c) ; cymis pedonculatis, cyathiis numerosis unisexualibus, doliiformis ; capsulæ coccis rotundatis, semine tuberculato aspero.*

— Cyathiums hermaphrodites.

① Glandes petites, très enfoncées entre les bractées.

▿ Styles bilobés au sommet.

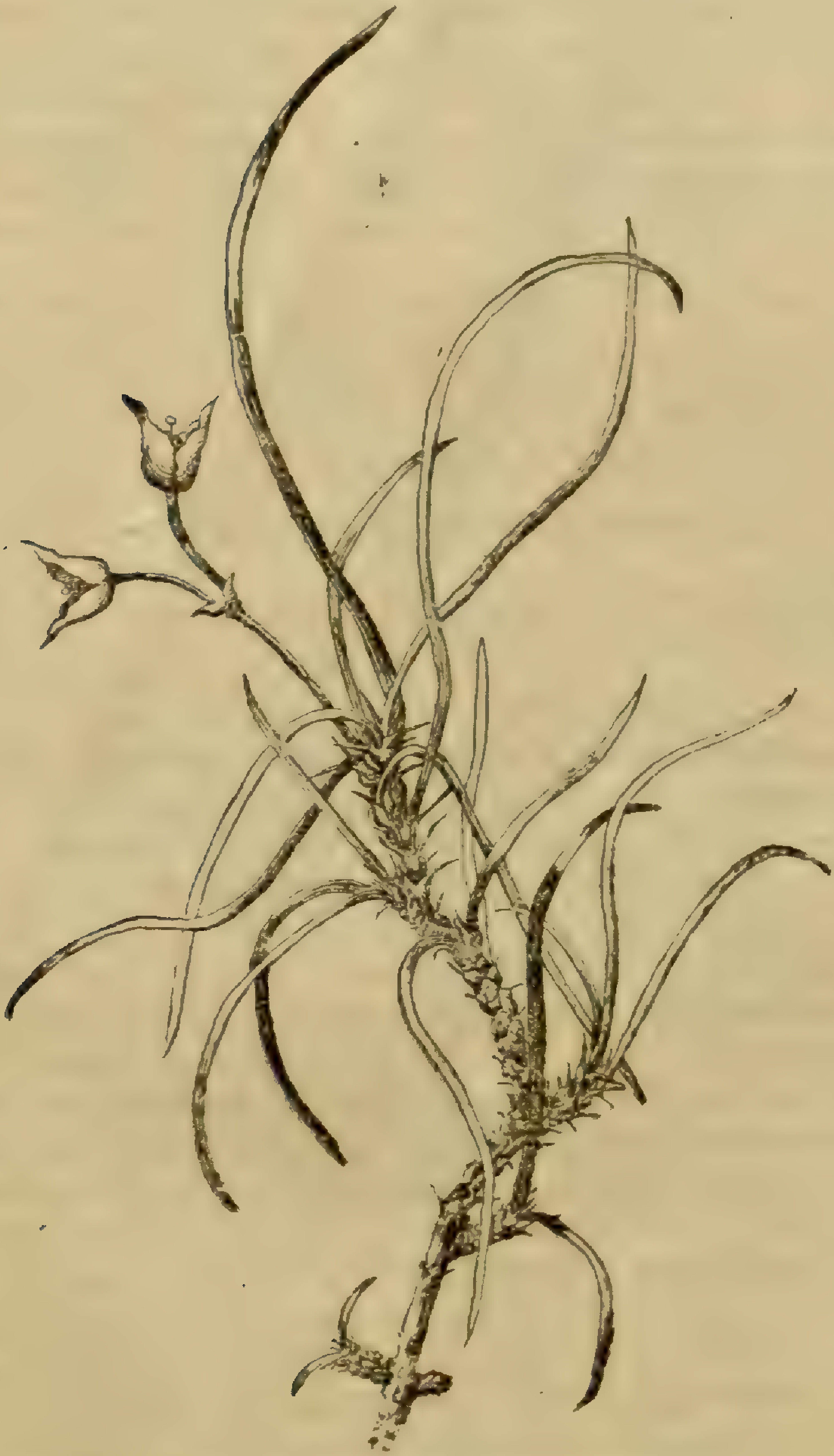


Fig. 18. — *Euphorbia biaculeata* nov. sp.

38. *Euphorbia biaculeata* nov. sp.

Arbuste épineux, peu rameux, de 1m. à 1m,50, à tronc un peu renflé à la base et un peu charnu. Epines géminées aigues, de 1 cm. A chaque groupe d'épines correspond une feuille sessile, longuement linéaire, glabre, de $6^{cm} \times 0^{cm},3$ aigüe au sommet. Cyathium hermaphrodite gros, de 1 cm. de haut, glabre. *Ombelles de 2 cyathiums* sur un long pédoncule commun. Bractées de la ramification triangulaires-aigues, courtes. Cyathophylles rouges, glabres, grandes (8mm. de haut) dépassant le cyathium, aigues, mais non largement étalées en dehors en une lame aplatie. 5 glandes petites, enfoncées entre les bractées du cyathium, jusqu'à la moitié de la hauteur de ce dernier. Bractées aigües. Ovaire glabre, surmonté de 3 *styles,* 5 fois plus longs que lui, libres seulement au sommet et *bilobés* à l'extrémité. Fruit inconnu (1).

Madagascar. — *Région du Sud-Ouest* : Plateau Mahafaly (Perrier de la Bathie 9764 !).

▽ Styles longuement bifides.

39. *Euphorbia pedilanthoides* nov. sp.

Pedilanthus licioides 1887, Baker (12). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105).

Arbuste épineux de $0^{m},50$ à 1 mètre, rameux depuis la base. Feuilles linéaires, étroites, de $2^{cm},3 \times 0^{cm},3$ glabres, éparses, atténuées à la base, brièvement pétiolées (1mm) Epines géminées, longues d'au moins 1cm. avec de toutes petites épines courtes, intermédiaires, ou réunies au même niveau que les feuilles. *Cyathiums hermaphrodites, par 4-20, en cymes ramifiées,* avec des bractées triangulaires aigues, courtes, poilues, scarieuses, aux ramifications de la cyme. Pédoncules hirsutes. Cyathophylles rouges, en pointe au sommet, dépassant le cyathium mais non étalées en dehors en une lame aplatie, poilues en dessus, quelquefois aussi à la base. 5 bractées très développées, un peu fimbriées sur les bords, réunies en un involucre doliiforme. 5 glandes petites, elliptiques, très enfoncées entre les extrémités libres des bractées et largement et brièvement pédicellées. Ovaire glabre, légèrement pédicellé, prolongé par 3 *styles,* très longs, soudés à la base et longuement *bifides* à l'extrémité. Capsule glabre, obscurément carénée. Graine à surface verruqueuse chagrinée (2).

---

(1) *Frutex 1^{m}-$1^{m}50$ altus, spinis geminis utrinque ad basin petioli ; foliis linearibus sparsis ; cymis pedonculatis : cyathiis paucis, hermaphroditis ; cyathii glandulis minutis ; ovario glabro ; stylis inferne longe coalitis apice bilobatis.*

(2) *Suffrutex $0^{m}50$-1^{m} altus, spinis geminis utrinque ad basin petioli, foliis linearibus sparsis ; cymis pedonculatis ; cyathiis ± numerosis hermaphroditis cyathii glandulis minutis ; ovano glabro ; stylis inferne coalitis apice longe bifidis.*

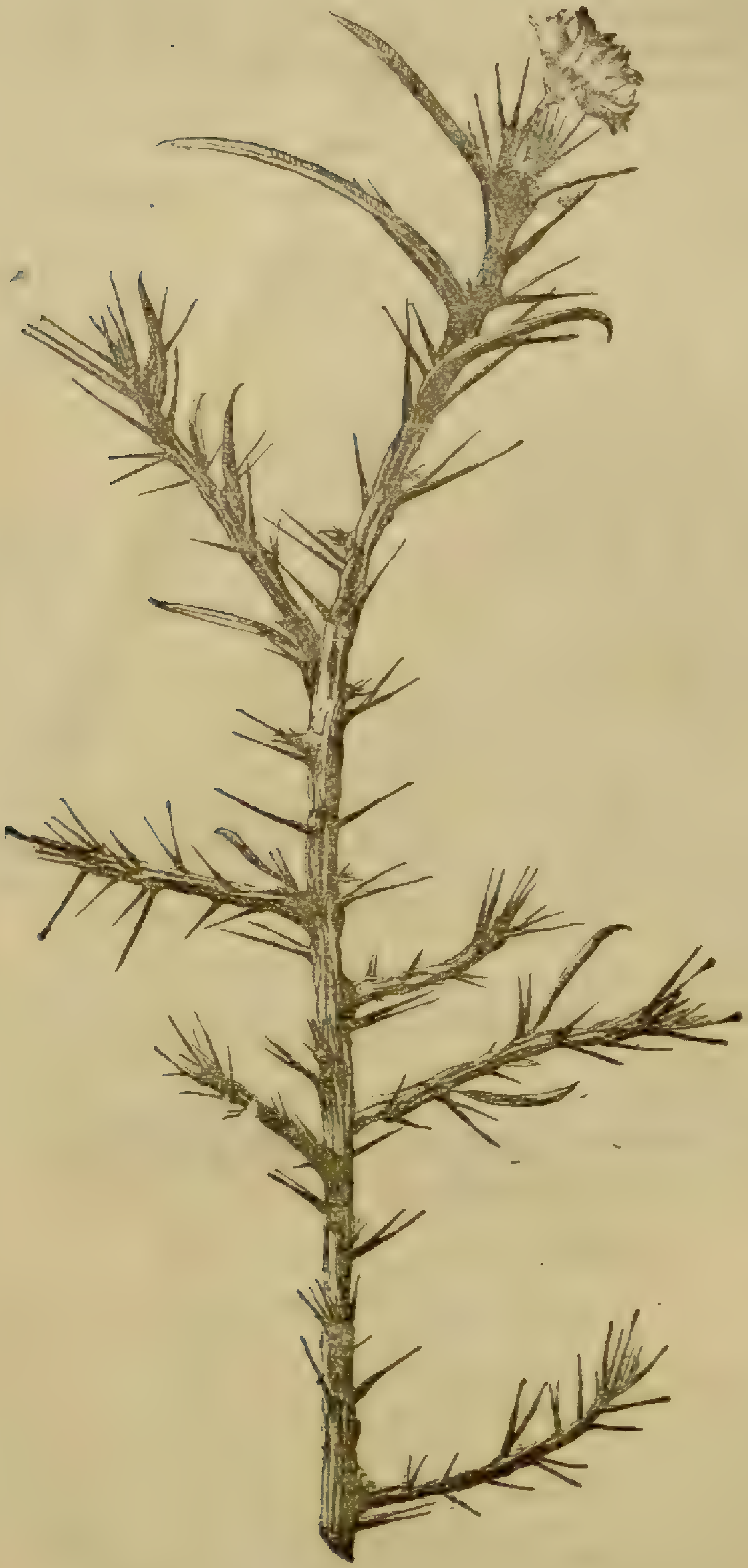


Fig. 19. — *Euphorbia pedilanthoides* nov. sp.

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 4772 ! 4792).

Région de l'Ouest : Bois sablonneux : Ankarafantsika (Perrier de la Bathie 8057 ! 13230 !). — Bois sablonneux, environs du Mt Tsitondraina (Boïna) (Perrier de la Bathie 983 !). — Bois sablonneux secs, grès de l'Infra Crétacé, bassin de la Tsiribihina (Perrier de la Bathie 9655 !).

Espèce bien distincte par son involucre en forme de tonnelet et ses styles bifides. J'appelle cette Euphorbe *E. pedilanthoides* en souvenir de la confusion générique de Baker : v. p. 116

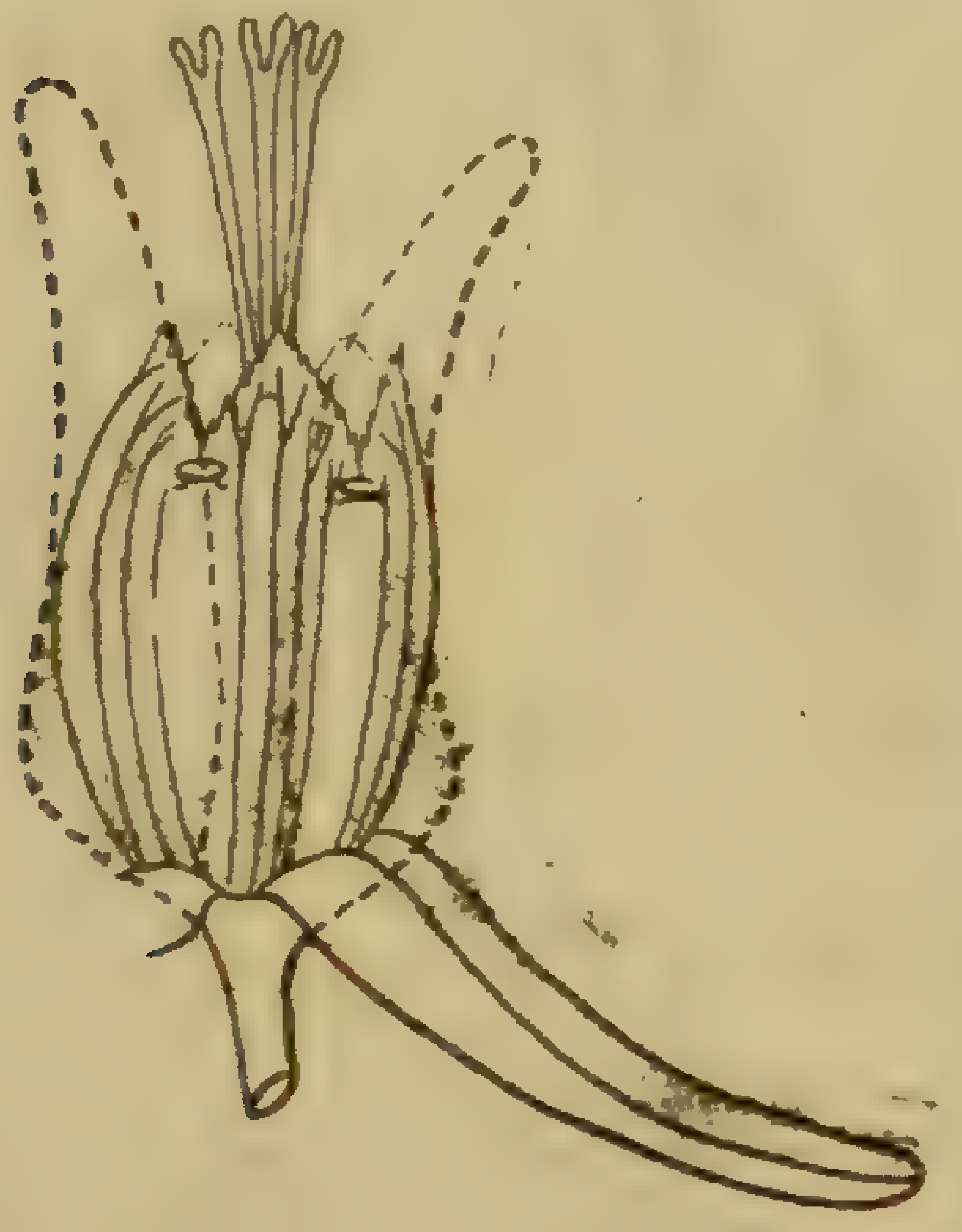


Fig. 20. — Cyathium d'*Euphorbia pedilanthoides* nov. sp. avec cyathophylles rabattues (le pointillé indique leur position normale). × 2,5.

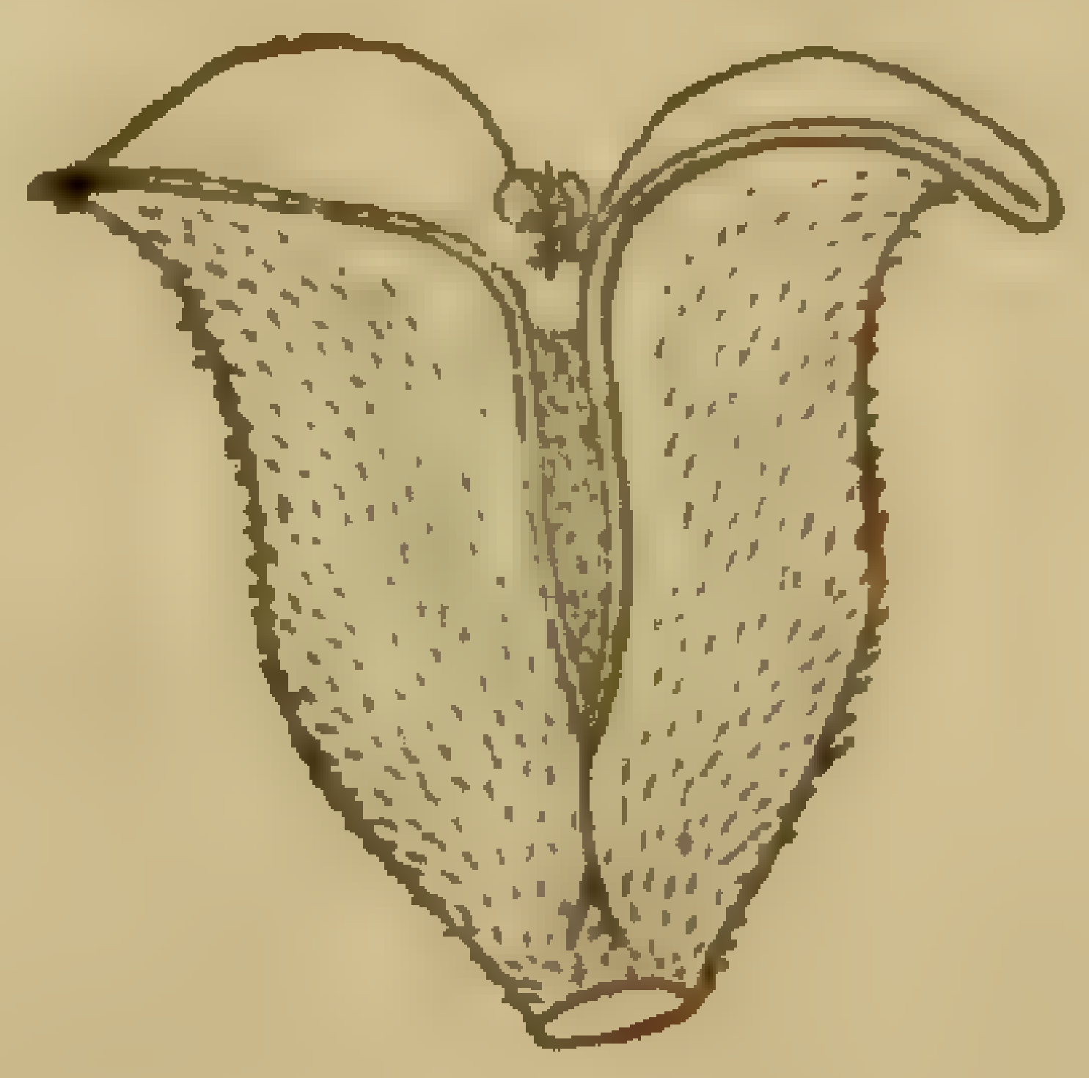


Fig. 21. — *Euphorbia mahafalensis* nov. sp. × 5. Cyathium et cyathophylles poilus.

① Glandes apparentes, au même niveau que l'extrémité libre des bractées.

⧗ Ovaire velu.

o Cyathium poilu. Glandes vertes.

40. *Euphorbia mahalalensis* nov. sp.

Arbuste très rameux, épineux surtout à l'extrémité des jeunes rameaux qui sont poilus. Feuilles lancéolées ou oblancéolées aigues, poilues, de 1-2 cm. × 6 mm. réunies à l'extrémité de petits rameaux. *Cyathiums* hermaphrodites, bruns, *velus, réunis en une petite cyme condensée, terminale, sessile. Cyathophylles* un peu étalées au sommet. (3 mm.) et *velues*. 5 glandes vertes, alternant sur le même plan avec les extrémités libres et courtes des bractées. Fleurs mâles par une douzaine environ. *Ovaire velu*, trigone, arrondi sur les angles, surmonté d'un style aussi long que lui et velu. Stigmates bilobés. Capsule poilue. Graine à surface tuberculeuse chagrinée (1).

Madagascar. — *Région du Sud-Ouest* : Plateau calcaire Mahafaly, sur les rocs (Perrier de la Bathie 9781 !).

Cette espèce ne se distingue de la suivante que par la couleur de ses glandes et la villosité de son cyathium.

○ Cyathium glabre. Glandes jaunes.

41. *Euphorbia xanthadenia* nov. sp.

Arbuste épineux, ne dépassant pas 1 m. de haut, à tiges nombreuses, peu rameuses, de diamètre uniforme (8-12 mm.) velues sur les parties terminales. Epines de 1 cm. environ, disposées le long de la tige en lignes spirales accompagnées aussi d'autres épines plus petites. Feuilles obovales, arrondies, mucronulées, de 1c,5-2c,5 × 0c,8-1c,4, poilues en dessous, non éparses, terminées en un pétiole court. *Cyathiums* hermaphrodites, de 2 mm. de large, *glabres, réunis par 10-20 en une cyme terminale très condensée sessile.* Cyathophylles vertes, bordées et zèbrées de brun et velues. 5 glandes jaunes alternant sur le même plan avec les extrêmités libres et courtes des 5 bractées. Fleurs mâles en petit nombre, glabres. *Ovaire velu* surmonté d'un style aussi long que lui et velu. Stigmates bilobés. Fruit inconnu (2).

Madagascar. — *Région de l'Ouest* : Rocailles grèseuses de Sakamare près de Benenitsa (Perrier de la Bathie 9765 !).

L'*E. mahafalensis* et l'*E. xanthadenia* sont les deux seuls *Diacanthium* malgaches à ovaire poilu.

✻ Ovaire glabre.

▩ Cyathophylles poilues.

♣ Feuilles poilues.

---

(1) *Frutex ramonissimus ramis spinescentibus; apice foliosis foliis lanceolatis vel oblanceolato-acutis, tomentosis; cyathiis hermaphroditis villosis ad apicem ramulorum confertis, sessilibus, cyathii glandulis 5; ovario velutino: capsulæ coccis rotundatis villosis, semine tuberculato-aspero.*

(2) *Frutex ramosus; ramis spinescentibus, junioribus pubescentibus: spinis 1 cm. longis, foliis obovato-mucronulatis, tomentosis, breviter petiolulatis; cyathiis hermaphroditis 10-20 in apicem ramulorum densissime confertis, sessilibus, glabreis; cyathii glandulis transverse ovalis 5; ovario velutino; styli tomentosis inferne coalitis, apice bilobatis.*

42. *Euphorbia mangokyensis* nov. sp.

Arbuste épineux, à nombreuses tiges rayonnant en tous sens a partir d'une souche tuberculeuse et renflée. Epines à pointe bien développée, en crochet, ou a pointe très réduite ou nulle et cohérentes à la base en lignes spirales tournant autour de la tige. *Feuilles très poilues. Cyathiums* hermaphrodites de 2 mm. de large *par 2* en ombelles à pédicelles poilus. Bractées de la ramification scarieuses. *Cyathophylles* vertes ou brun rouge terre, *poilues,* à bord supérieur non largement aplati et étalé au dehors. 5 glandes elliptiques se touchant par le bord. Fleurs mâles, glabres, avec des appendices laciniés. *Ovaire glabre,* légèrement pédicellé, surmonté de 3 styles cohérents dans leur moitié inférieure, environ 2 fois plus longs que lui et terminés par un stigmate à peine bilobé. Fruit inconnu (1).

Madagascar. — *Région de l'Ouest* : Rocailles boisées sèches des gneiss et cipolins : Bassin du Mangoky (Perrier de la Bathie 9650 ! 9660 !).

Cette espèce est intermédiaire entre les *Diacanthium* précédents et l'*E. splendens.*

⁂ Feuilles glabres.

43. *Euphorbia brachyphylla* nov. sp.

Arbuste épineux, peu rameux, ayant jusqu'à 1 m. 1 m.20 de haut. Epines poilues sur les extrêmités jeunes, flanquées à la base d'autres épines plus petites, soudées en 3 lignes spirales autour de la tige. *Feuilles linéaires ou obovales linéaires, de* 5^c-$8^c \times 0^c,3$-$0^c,5$ longuement atténuées en un pétiole non distinct, acuminées au sommet, *glabres*, portées, sur de petits tubercules qui se trouvent entre les lignes d'épines. Cyathiums hermaphrodites, à poils épars. Cyathophylles verdâtres à l'extérieur et souvent rouges en dessus, un peu poilues à la face inférieure. 5 glandes vertes elliptiques, se touchant presque par leurs bords. Ovaire glabre, surmonté de styles 1 fois 1/2 plus longs que lui, soudés dans leur moitié inférieure Stigmates entiers. Fruit inconnu.

Madagascar. — *Région du Centre* : Grès liasiques de la Manamatz (Bassin du Mangoky (Perrier de la Bathie 9652 !).

Cet espèce diffère de la précédente par ses feuilles glabres et très étroites.

---

(1) *Frutex* 1^m-1^m20 *altus, ramis spinescentibus junioribus pubescentibus foliis linearis vel obovato linearis 5-8 × 0,3-0,5, glabreis cyathiis hermaphroditis ; cynthii foliis parce hispidis, latis; ovario glabro.*

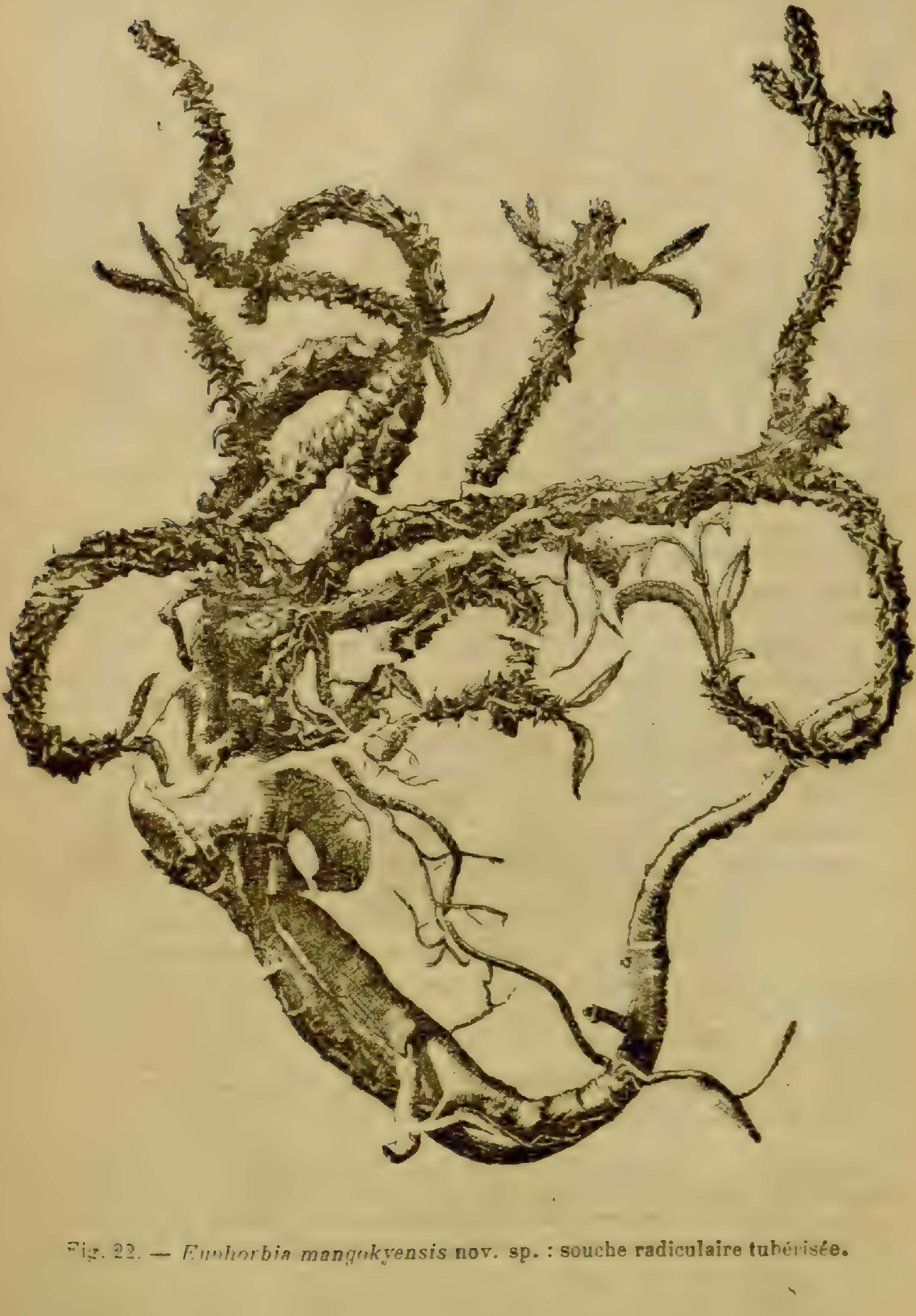


Fig. 22. — *Euphorbia mangokyensis* nov. sp. : souche radiculaire tubérisée.

▨ Cyathophylles glabres.

● Cyathophylles aplaties, étalées au sommet. Cyathiums gros, en cyme non lâche.

★ Pas de crètes laciniées à la tige.

44. *Euphorbia splendens* (Boj.) nob. emend.

E.splendens 1829, W. Bojer* (29). — 1862, E. Boissier (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (42). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1907, A. Berger (23). — 1912, H. Poisson (122). = *E. Milii* 1826, C. des Moulins* (99). = *E. Breoni* 1833, L. Noisette (102). = *E. Bojeri* 1837, Hooker* (76). — 1862, E. Boissier (27). — 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (42). — 1807, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. Neumanni* hort. = *E. rubrostriata* 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (42). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. melanacantha* 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (42). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. platyacantha* 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (42). — 1907, J. Palacky (105). 1912, H. Poisson (122). = *E. mainiana* 1912, H. Poisson (122). = *Sterigmanthe splendens, S. Bojeri* 1860 , F. Klotzsch et Garcke (85).

Arbrisseau épineux à épines plus ou moins développées. Feuilles caduques, obovales, spatulées, oblongues, lancéolées arrondies ou mucronées de 2c-10c × 0c,8-3c, rarement disséminées, le plus souvent groupées au sommet des rameaux. Pétiole court. Cyathiums hermaphrodites réunis en cyme plus ou moins rameuses dont les pédicelles, visqueux ou non, glabres ou non, portent à leur base — au niveau des ramifications — des bractées membraneuses petites, scarieuses, jaunâtres. *Cyathophylles glabres pétaloïdes, largement étalées au sommet en une lame aplatie* (5 mm.-1 cm. environ *rouge, jaune ou blanche.* 5 glandes transversalement oblongues, entières, charnues, légèrement enfoncées entre les 5 bractées et ne se touchant pas par les bords. Fleurs mâles en fascicules avec des bractées à la fin laciniées. Pédicelle et filet glabres. Fleur femelle glabre trigone. Ovaire surmonté des styles de longueur variable soudés à leur base et terminés par des stigmates à peine bilobés. Capsule glabre tricoqué. Graine ovale tuberculée.

Vernac. Songo-songo (h), *Songo-songofotsy* (h), *Songo-songomena* (h), *Somana* (b), *Somo* (b), A. Dandouau [45].

Madagascar. — *sin. loc.* **(Baron 114 ! 2111 ! 2112 ! 4414 !) (herb. Desvaux ! Franqueville ! Bojer !).**

Région de l'Est : **Fort Dauphin (Cloisel 219 !). (Scott Elliot 2958 !) Farafangana, collines de Mananaka (Geay 6788 !).**

Région du Centre : Tananarive (Waterlot !). — (d'Alleizette, 596). — District d'Andramasina, près d'un village entre Andramasina et Tsiafahy, vers 1450 m. (R. Viguier et H. Humbert (1944). — Province du Vakinankaratra, district de Betafo, sommet du pic de Vohimalaza vers 1700 m. (R. Viguier et H. Humbert (137 !). — Imerina (Hildebrandt 3113 ! 3832 !) — Soavinandriana. (Decary !). — Source du Morondava (Douliot !). — Vallée de l'Ihosy (Grandidier !), id. Mont Ambohiponana (900 m.) (Perrier de la Bathie 9664 !), id. Mont Ivohibe (1000 m.) (Perrier de la Bathie 9680 !).

Pelouses à xérophytes : Zazafotsy (Perrier de la Bathie 9734).— Bassin du Mangoky : bois sur rocailles grèseuses, Vohibosia (Perrier de la Bathie 9772 !), grès dénudés du Makay (Perrier de la Bathie 9681 !), grès dénudés du Mont Ambohitsisorihy (Perrier de la Bathie 9771 !), rocailles dénudées vers 700 m. Analatata (Perrier de la Bathie 9687 !). — Betsileo, rocailles granitiques (Perrier de la Bathie 12456 !). Ilafy. Brousse sèche (Decary !). — Mont de la Mania (Geay 5929 !). — Hte Mania sur quartziles à 2000 m. (Perrier de la Bathie 13174 !).

Région de l'Ouest : Gneiss dénudés, Haut Bemarivo (Perrier de la Bathie 9040 !).

Région du Sud-Ouest : Bassin de l'Onilay au Mont Vohibory, près Benenitsa. (Perrier de la Bathie 9777 !) et au Mont Volaka. (Perrier de la Bathie 9778 !).

Cette espèce, largement répandue dans les serres et jardins botaniques du monde entier sous certaines races horticoles, devrait s'appeler *E. Milii* C. des Moulins 1826. L. Noisette [102] prétend même que des Moulins aurait dû donner à cette plante le nom de *E. Breoni* en souvenir de Béon qui l'avait rapportée de Madagascar en 1822.

Noisette rectifie cet oubli en créant un *E. Breoni* en 1833. Il y aurait plus d'inconvénients que d'avantages à rétablir le binôme de des Moulins complètement inconnu.

Après examen d'un grand nombre d'échantillons il m'a été impossible de séparer de l'*E. splendens* type un certain nombre de formes voisines.

Je place dans un phénotype compréhensif :

E. splendens (Boj) *nob. emend.* toutes les formes de *Diacanthium* malgaches à cyathium pourvu de cyathophylles pétaloïdes glabres largement aplaties au sommet, d'un ovaire glabre, de bractées dépassant légèrement les glandes et cela quelles que soient la grandeur des feuilles, la couleur des cyathophylles ou la forme des épines.

On distingue quelquefois l'*E. Bojeri* de l'*E. splendens*. Ces espèces paraissent distinctes d'après les diagnoses et les figures qu'en donnent Hooker [76] et Bojer [29] et, de fait, la culture montre que leurs caractères sont héréditaires et stables. Cependant, comme on trouve à Madagascar des intermédiaires très variés je ne puis considérer les espèces précitées que comme des sous-espèces d'une espèce plus compréhensive. Dans un prochain travail, je reviendrai sur la hiérarchisation des formes qui constituent le phénotype *E. splendens* (Boj.) nob.

L'*E. Bojeri* diffère de l'*E. splendens* Boj. typique par ses feuilles beaucoup plus grandes, ses aiguillons groupés par 5-6 et ses pétioles toujours rouge vif. C'est une plante de l'Ouest de Madagascar (Mevetanana, Firingalava) où l'on ne rencontre pas l'*E. splendens* type sauf sur les montagnes. Cette dernière sous-espèce est surtout répandue dans le centre de l'Ile.

Indépendamment de ces sous-espèces il existe des formes qui, basées sur des caractères insignifiants ou variables, ne m'ont pas paru devoir être maintenues au rang d'espèces. Telles sont l'*E. mainiana* H. Poiss., l'*E. rubrostriata* Drke, l'*E. melanacantha* Drke.

Examinons les principales variations de l'*E. splendens* (Boj.) *nob. emend.*

COULEUR. — L'*E. splendens* (Boj.) *sens. str.* a un cyathium typiquement rouge. L'*E. mainiana* H. Poiss. est un *E. splendens* à cyathium jaune.

L'*E. rubrostriata* Drke offre un type intermédiaire avec des cyathophylles jaunes à l'intérieur et rouges rayées de jaune à l'extérieur. La plante 6788 de Geay aurait les cyathiums blancs. Le n° 9773 de Perrier de la Bâthie a un cyathium jaune verdâtre et jaune bordé de rouge. Le n° 9778 du même collecteur a des cyathiums qui peuvent être verts, jaunes, ou rouge vif. Ce simple exemple montre que la couleur des cyathophylles n'a pas grande valeur systématique.

GRANDEUR DU CYATHIUM. — Les horticulteurs distinguent une var. *parviflora* (*hort.* non *auct.*) dans l'*E. splendens* Boj. à peine distincte du type par ses cyathiums plus petits.

LONGUEUR DU STYLE. — Lorsque l'on compare la longueur du style à celle de l'ovaire non gravide, on observe 2 types *a*) style 2 fois plus long que l'ovaire (très grande majorité des cas observés), *b*) styles environ 5 fois plus longs que l'ovaire. Cette dernière forme qui se rencontre dans certains cyathiums jaunes ou jaune bordé de rouge (Perrier de la Bâthie 9681-9771-9773) rappelle les longs styles de l'*E. Viguieri* M. Den. ou de l'*E. biaculeata* M. Den.

RAMIFICATION DE LA CYME. — Elle est très variable. Les cyathiums peuvent être solitaires ou groupés jusqu'à 20.

L'*E. platyacantha* Drke (1) n'est qu'un *E. splendens* Boj. très ramifié ayant de 20 à 24 cyathiums.

FEUILLES. — Tantôt obovales (Scott Elliot 2958, Cloisel 219, Geay 6788, Perrier de la Bâthie 9778), elles peuvent être soit spatulées-mucronées (Desvaux, R. Viguier et H. Humbert 1914) soit encore elliptiques, oblongues ou lancéolées (Hildebrandt, Bojer, Catat, Waterlot, Perrier de la Bâthie 9687-9664 Geay 5929 (2) Grandidier (3).

L'*E. melanacantha* Drke [58] ne diffère pas d'un *E. splendens* dépourvu de feuilles et c'est là un bien mauvais caractère distinctif lorsqu'on sait que l'*E. splendens* est aphylle sous certaines conditions biologiques.

ÉPINES. — Dans le bas des rameaux les épines sont quelquefois absentes mais, le long de la tige, elles sont bien développées.

---

(1) Je signale qu'il a été décrit en 1904, par Pax (109), sous le nom d'*E. platyacantha* une espèce africaine distincte de l'espèce malgache. *R. Brown* (32) méconnaissant la priorité de l'*E. platyacantha* Drke a adopté dans sa flore le binôme de Pax qui devait tomber dans la synonymie. Mais comme je réunis l'*E. platyacantha* Drke à l'*E. splendens (Boj.) Den.*, l'*E. platyacantha* peut demeurer sans inconvénient sous ce nom.

(2) Type de l'*E. mainiana Psson.*

(3) Type de l'*E. rubrostriata Drke.*

Leur forme, leur grandeur et leur cohésion basilaire ne peuvent pas servir à subdiviser l'espèce. L'*E. melanacantha* de Drake qui se distinguerait par ses aiguillons noirs aplatis, est une espèce créée sur un caractère de valeur purement individuelle.

★ Crêtes laciniées à la tige.

Feuilles de 10 à 30 cm.

+ Feuilles de 10-20 c. obovales ou obovales-lancéolées.

45. *Euphorbia lophogona* Lk.

E. lophogona 1786, Lamarck (86). — 1787-1810, C.-L. Willdenow (143). — 1826, C. Sprengel (136). — 1862, E. Boissier (27). — *s. d.* de Candolle et Redouté* (36). — 1886, H. Baillon (7). — 1883, G.-F. Scott Elliot (61). — 1895, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1906, O. Stapf* (137). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. Fournieri* 1893, 1896*, Rebut (124). = *E. madagascariensis* Comm. mss.

Arbrisseau à rameaux plus ou moins charnus, anguleux, avec, sur les angles, des épines formant des crêtes laciniées plus ou moins cohérentes à la base et dont la pointe est caduque avec l'âge. Feuilles terminales, *obovales ou obovales lancéolées*, longuement atténuées à la base, subsessiles ou brièvement pédonculées (1 cm), coriaces, à bords révolutés, aigues ou arrondies au sommet, à nervures parallèles et à peu près perpendiculaires à la nervure médiane. Cyathiums hermaphrodites de 5 mm. groupés par 3-8 en cymes pédonculées, glabres, avec de courtes bractées au niveau des ramifications *Cyathophylles pétaloïdes, blanches, largement aplaties au sommet* (6-9 mm.) qui est mucronulé. 5 bractées soudées en involucre en coupe, à lobes fimbriés. 5 glandes étroitement stipitées concaves. Fleurs mâles avec des bractées subulées ciliés. Ovaire globuleux obtusément trilobé. Styles soudés dans leur moitié inférieure. Stigmates bifides. Capsule à coques lisses.

Vernac. Betanana (bm). A. Dandouau [45].

Madagascar. — *sin. loc.* (Commerson !). (Richard !).

Région de l'Est : Ste-Luce (Geay 6551 !). Fort Dauphin (Scott Elliot 2673 !). Ste-Marie de Madagascar (Baron (16). Bassin du Matitanana (Perrier de la Bathie 9761 !).

L'*E. lophogona* est voisin de l'*E. splendens* avec lequel il présente un grand nombre de caractères communs, carnosité, angles aux rameaux, cymes, cyathophylles pétaloïdes, structure).

++ Feuilles de 30 c. lancéolées aigues.

46. *Euphorbia Boissieri* H. Bn,

E. Boissieri 1861, H. Baillon (5). — 1862, E. Boissieri (27). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. Bailloni* Boiss. mss. = *E. longifolia* mss. in herb. Mus. par. non alior.

Arbrisseau à rameaux anguleux, avec des crêtes laciniées aux angles. Feuilles réunies au sommet, *lancéolées aigues, grandes 30 c.* × *5 c. à bords presque parallèles*, longuement atténuées, avec un pétiole de 1 cm. 1 cm. 5, à nervure médiane plate et nervures secondaires parallèles et disposées perpendiculairement à la nervure médiane. Cyathiums hermaphrodites, groupés par 1-4 en cymes pédonculées, avec de courtes bractées au niveau des ramifications. *Cyathophylles oblongues.* 5 bractées à lobes fimbriés. 5 glandes ovales. Fleur femelle mal connue. Fruit inconnu.

Madagascar. — *Région de l'Est* : Ste-Marie de Madagascar, forêt de Tafondro (Boivin 1882*!)

Cette espèce est très voisine de l'*E. lophogona*. Le seul échantillon connu ne s'en distingue que par ses feuilles très grandes, longuement lancéolées aigues.

● Cyathophylles arrondies non étalées.

Cyathiums petits, en cyme lâche très rameuse,

47. *Euphorbia Perrieri* Drke.

E. Perrieri 1899, E. Drake del Castillo (56). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbuste de 0 m. 50 à 2 m. à tiges épineuses decombantes, rameuses. Epines larges, surmontées d'un mucron aigu, disposées en crêtes non laciniées soudées à la base et constituant des côtes spirales persistantes après la chute des épines. Cicatrices foliaires arrondies, bien visibles jusqu'à la base entre les rangées d'épines. Feuilles membraneuses, oblongues lancéolées, obovales ou elliptiques, glabres, caduques de 10^c-25^c × 4^c-12^c, avec 30-45 paires de nervures bien visibles, limbe acuminé au sommet et atténué en coin à la base. *Cymes* terminales, *très dichotomes, de 12-20 cm. de long, pédonculées, portant 15-30 cyathiums* pédonculés. Bractées des ramifications de la cyme opposées, aigues. Pédoncules de la cyme généralement poilus. *Cyathiums mâles de 2 mm. de diamètre, à cyathophylles arrondies au sommet mais non largement étalées en une lame aplatie.* 5 glandes elliptiques, à extrémités opposées repliées en dessous, largement pédonculées. 4-6 fleurs mâles fertiles. 3 styles libres presque jusqu'à la base, bifides au sommet, aussi longs que l'ovaire qui est arrondi sur le dos. Capsule glabre de 6 mm. × 5 mm. surmontée de styles persistants. Graines ovales de 3 mm. × 5 mm.

Madagascar. — *Région de l'Est* : Fort Dauphin (Alluaud).
Région du Centre : Grès dénudés sur le Tampoketsa entre le Bemarivo et l'Anjobory (Borny) (Perrier de la Bathie). Rochers granitiques du Mt Mariokanika. Ht Bemarivo (Perrier de la Bathie 9605 !).
Région de l'Ouest : Rochers ombragés du Firingalava et dans les rochers calcaires ombragés du Namoroka (Ambongo) (Perrier de la Bathie 571 ! 571 bis !). Sables de l'Ankarafantsika (Boïna) (Perrier de la Bathie 13229 !).

Cette espèce est caractérisée par sa cyme de petits cyathiums très grande, lâche et rameuse.

47 bis. *Euphorbia Perrieri* β *elongata* nov. var.

Arbuste de 1-2 m. souvent rameux, à tige cylindrique ne dépassant pas 5 cm. de diamètre. Epines droites, dilatées à la base mais courtes (5 mm.) avec, latéralement, une crête de petites épines beaucoup plus petites, disposées en 8 lignes saillantes en spirale Feuilles toutes de la même forme, longuement obovales, de $24^c \times 4^c$ arrondies au sommet, progressivement et longuement atténuées à la base. 25 paires environ de nervures secondaires parallèles, anastomosées sur les bords, partent un peu obliquement de la nervure centrale qui est très saillante.

Cymes comme l'*E. Perrieri* Drke.

Madagascar. — Région du Sambirano. Bois sur les grès liasiques du massif de Manongarivo vers 800 m. (Perrier de la Bathie 9916 !).

ESPÈCE MAL CONNUE

Euphorbia leuconeura E. Boissier 1862 (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau à rameaux quadrangulaires, avec des crêtes verticales scarieuses, fimbriées laciniées sur les angles de la tige. Feuilles obovales, oblongues obtuses, atténuées en un pétiole canaliculé, de 10^c-$12^c \times 3^c,5$-4^c, disposées au sommet des rameaux. *Cyathiums groupés par 3 en cymes sessiles.* Bractées fimbriées constituant un involucre oblong cylindrique. Glandes petites et stipitées. Styles longuement soudés. Capsule subsessile.

Madagascar. — *sin. loc.* (Richard).

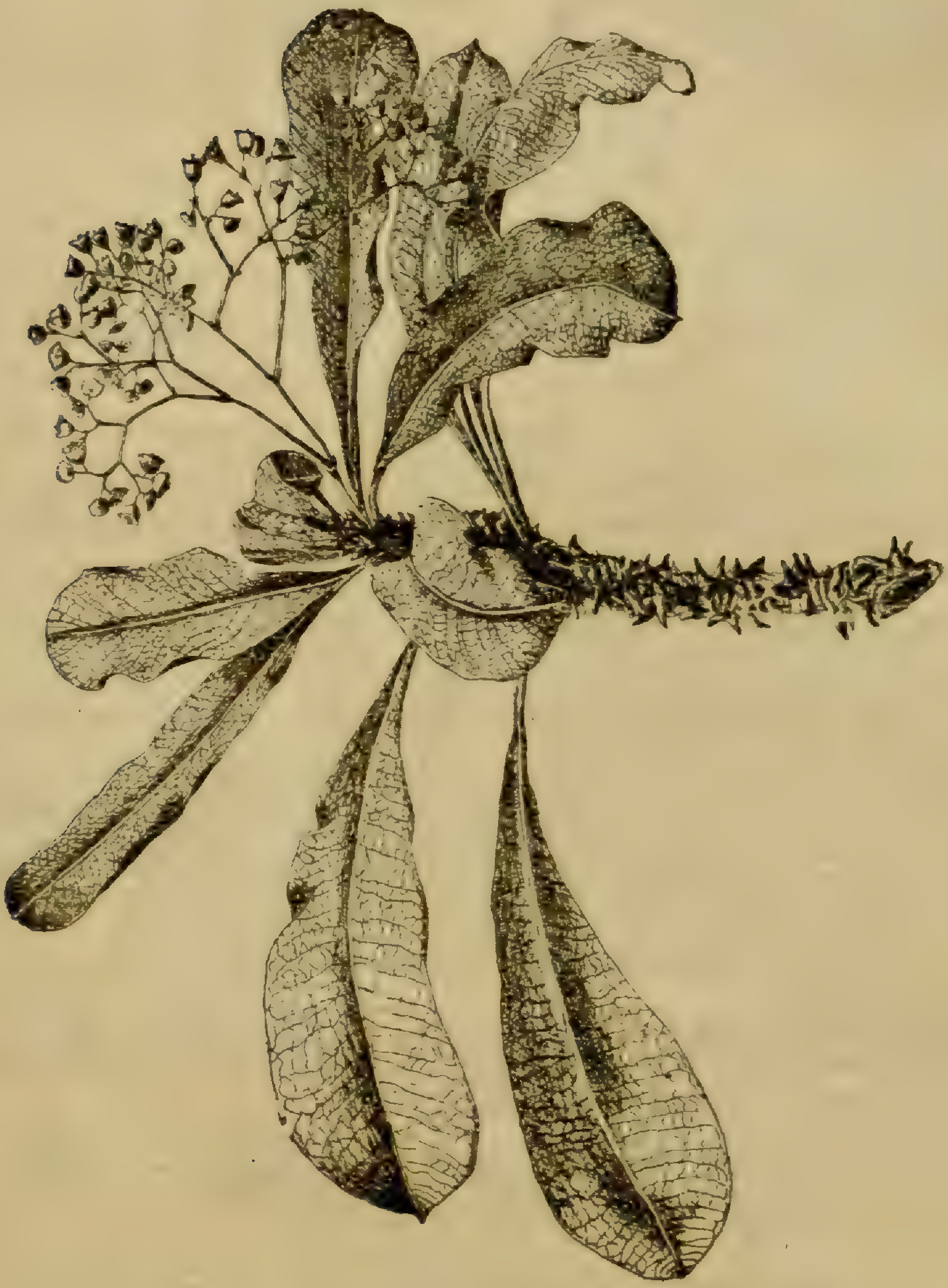


Fig. 23. — *Euphorbia Perrieri* Drk. *var, elongata nob.*

Cette plante a été étudiée sur des échantillons cultivés au Muséum de Paris qui avaient été introduits par Richard. Je n'en ai pas vu d'exemplaires. Elle semble distincte des autres Euphorbes par ses cyathiums groupés par 3 en cymes sessiles. L'*E. Caput aureum* se rapproche de cette espèce par ses cyathiums groupés également en cyme mais toujours en plus grand nombre. On ne sait pas si l'*E. leuconeura* est hermaphrodite ou unisexué.

ESPÈCES REJETÉES

Euphorbia macroglypha C. Lem. 1857 [88]. Cette espèce a été insuffisamment décrite d'après des échantillons non fleuris rapportés vivants par Richard. Elle se distinguerait — disent Costantin et Gallaud [41] — par ses rameaux à 3 angles ou rarement à 4. Cette caractérisation est erronée et résulte d'une confusion faite par les auteurs précédents entre la diagnose de l'*E. macroglypha* et celle de l'*E. striata* qui se trouve un peu plus haut sur la même page. Cette confusion est d'ailleurs sans importance pratique car la vraie diagnose spécifique de l'*E. macroglypha* est absolument inutilisable étant donné l'imprécision des termes qui la constituent et qui peuvent convenir à beaucoup de Diacanthium. Poisson [122] a répété l'erreur de Costantin et Gallaud. Un *lapsus calami* sans doute, lui a fait ajouter que l'*E. macroglypha* a un port d'*E. Grandidieri* ; il est probable qu'il voulait écrire *E. grandidens* sinon on se représente mal comment un arbuste épineux comme l'*E. macroglypha* pourrait ressembler a une Euphorbe herbacée et inerme d'un tout autre groupe telle que l'*E. Grandidieri*.

L'*E. alcicornis* Hort. Mus. Par. non Baker est voisin de cette espèce douteuse.

Euphorbia ? mandrariensis Drke. 1903 [58]. Cette plante reçue stérile a été rapportée avec doute à une Euphorbe et rapprochée de l'*E. splendens* dont elle se distinguerait par ses feuilles petites et cordiformes. Poisson [122] ne met même plus le ? de Drake et il rapproche de cette forme une plante récoltée par Geay 6788 sur les collines sableuses de Marianoka. L'absence de renseignements sur l'*E (?) mandrariensis* ne permet aucune espèce d'homologation. La plante de Geay est certainement un *E. splendens* quant à l'espèce de Drake elle est vraiement trop mal connue pour qu'on puisse la prendre en considération. Le type a d'ailleurs disparu.

Euphorbia helicothele C. Lem. 1857 [88]. Cette espèce qui a été décrite sur des échantillons stériles provenant peut-être de Madagascar n'est considérée par Boissier que comme une simple variété de l'*E. Nivulia* Ham. (= *E. nereifolia* Roxb.) sans raison bien suffisante car on ne peut faire intervenir les caractères tirés du cyathium. Avec Berger [23] je considère l'*E. helicothele* comme une mauvaise espèce. H. Poisson. [122] croit donner une représentation de l'*E. nereifolia Roxb.* dans sa thèse alors qu'en réalité sa fig. 2 représente l'*E. neriifolia* L. (= *E. ligularia Roxb.*).

Euphorbia isaloensis **Drke 1899, Drake del Castillo (56). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).**

(A suivre)

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919

1re Partie : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

INDE

Dans l'Inde péninsulaire, l'argile à blocaux de Talchir repose en discordance sur des roches plus anciennes (précambrien) et se trouve recouverte par une série de grès et de schistes contenant des *Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Cordaites* (*Nœggerathiopsis*), *Phyllotheca*, *Schizoneura*... M. Seward, à qui nous empruntons ces détails (1), insiste sur l'absence de vestiges d'une flore *pré-Glossopteris*, d'âge dévonien ou du Carbonifère inférieur et de plus sur l'absence de *Lepidodendron* et de *Sigillaria* dans la flore à *Glossopteris* de l'Inde. MM. Seward et Sahni ont commencé la révision de la flore de *Gondwana* de l'Inde (2). Notons que l'une de leurs conclusions à l'étude des plantes du *Gondwana inférieur*, c'est que leurs recherches tendent à démontrer qu'il existe, entre ces végétaux de l'Inde et ceux du Permo-carbonifère de l'Europe et de l'Amérique du Nord, une ressemblance plus étroite qu'on ne le pensait jusqu'ici. Les feuilles du *Cordaites* (*Nœggerathiopsis*) *Hislopi* ont une forme très voisine du *C. lingulatus* du *Stéphanien* de Commentry. Les graines des genres *Samaropsis*, *Cordaicarpus* de cette flore gondwanienne ressemblent bien à celles du Houiller d'Europe. La présence d'un type de *Cycadophyte* (*Pseudoctenis Balli* Feist. sp.) dans les couches de Barakar et la ressemblance de ce fossile avec certains *Pterophyllum* du Permien inférieur de Saxe ou du Stéphanien de Blanzy, sont soulignées de façon particulière par MM. Seward et Sahni.

---

(1) A. C. Seward : Antartic fossil plants. British Museum. *British Antarctic (Terra Nova) expedition, 1910. Natural history report.* Geology, vol. I, n° 1, p. 30, 1914.

(2) A. C. Seward and B. Sahni : Indian Gondwana plants, a revision. (*Mem. of the Geol. Surv. India*, N. S., VII, Mem. n° 1, 38 pages, 7 pl., 5 text-fig., 1920).

En ce qui concerne les lits à plantes du Kashmir, leur situation stratigraphique est donnée par M. Middlemiss (1) ; au-dessus d'un conglomérat de base, se trouvent des schistes siliceux et calcaires, des grès et des schistes, dont certains offrent des niveaux à fossiles végétaux. M. Seward (2) a reconnu dans le niv. inf. *Glossopteris indica*, *Psygmophyllum Haydeni* sp. nov., *Cordaites Hislopi* (Bunb.), *Gangamopteris kashmirensis?* Sew. Notons que le *Glossopteris indica* se retrouve à plusieurs niveaux. L'auteur conclut à l'âge *Lower Gondwana* des lits à plantes du Kashmir.

RUSSIE ET SIBÉRIE

La découverte, due au Professeur Amalitsky, en 1897, de *Glossopteris* et *Gangamopteris* dans les roches permiennes de la rivière Dwina, en association avec des espèces sauriennes du *Karroo inférieur* de l'Afrique australe, a démontré que la flore à *Glossopteris* ou flore gondwanienne avait eu des représentants jusque dans le Nord de l'Europe. Il est juste de faire remarquer, comme le notent M. A. C. Seward et M. D. Zalessky, que René Zeiller, dès 1896, après avoir revisé en partie les déterminations de plantes fossiles classées par Schmalhausen comme Jurassiques et provenant de la Petchora, de la rivière Toungouska inférieure, des montagnes d'Altaï, non seulement en avait conclu à l'âge permien de ces empreintes, mais de plus avait souligné certaines ressemblances ou affinités avec des formes de la flore de Gondwana. Depuis lors, ces flores d'Altaï et de Kousnetz, de la Petchora (Russie) et de la Toungouska inférieure (Sibérie) ont fait l'objet d'études et de remarques de Zeiller, MM. Gothan, Pettunnikov et Zalessky. M. A.-C. Seward (1) a résumé l'ensemble de nos connaissances sur ce chapitre si intéressant de l'extension de la flore à *Glossopteris* en Russie et Sibérie ; il considère comme probable l'hypothèse de M. Zalessky : à la fin de l'ère paléozoïque, les deux rivages opposés de la mer Téthys de Suess étaient unies par une chaîne d'îles ou par un isthme.

---

(1) C. S. MIDDLEMISS : Gondwanas and related sedimentary Systems of Kashmir (*Rec. Geol. Surv. India*, XXXVII, pt. 31, p. 288, pl. VI, 1909). — *Id.* A revision of the Silurian Trias Sequence in Kashmir. (*Ibid.*, vol. XL, P. III, p. 206).

(2) A. C. SEWARD: Lower Gondwana plants from the Golabgarh Pass, Kashmir. (*Mém. Geol. Surv. India, Palæontologia indica*, N. S., vol. IV, n° 3, pp. 1-10; pl. I-III, 1912).

Le *Nœggerathiopis Hislopi* se trouve bien d'après M. Gothan (2) dans la flore de la Toungouska inférieure, contrairement à l'opinion de R. Zeiller, et s'y rencontre en association avec des *Rhiptozamites* et *Phyllotheca*. L'âge permo-carbonifère de la flore n'est pas douteux et pour M. Gothan des éléments d'affinités gondwaniennes, ici comme dans la flore de Kouznerk et du Nord de la Russie, entrent dans la constitution de cette flore ; le genre *Rhiptozamites*, du Gondwana de l'Inde, y existe, ainsi que dans la région ouralienne.

Dans le bassin de la Soudjenka, province de Tomsk (Sibérie) M. l'ingénieur des Mines Pettunnikov (3) établit le premier, d'après la présence constatée de formes affines à la flore Gondwanienne, les relations d'âge de la flore de Soudjenka et de Gondwana, relations précisées par M. D. Zalessky (4), qui étudie les empreintes du bassin houiller de la Soudjenka : *Phyllotheca equisetoides*, *Neuropteridium sibiricum* Pettunnikov, à forme de feuille semblable au *N. validum* de la flore gondwanienne, mais beaucoup plus petite, *Cordaites aequalis*. M. Zalessky signale en outre, sous le nom de *Gangamopteris cardiopteroides*, une empreinte autrefois rapportée au g. *Nevropteris* par Schmalhausen et depuis au g. *Cardiopteris* par M. Pettunnikov : comme l'a fait observer M. Gothan (1), cette empreinte ressemble à une feuille de *Cyclopteris* et l'attribution au g. *Gangamopteris* paraît également douteuse à M. Seward (2).

---

(1) A. C. Seward : Antarctic fossil plants. British Museum (Natural History). *British Antarctic (Terra Nova) expedition, 1910, Natural History Report.* Geology, I, pp. 1-49; pl. I-VIII; Map. A-c; Text-fig. 1-6, 1914.

(2) W. Gothan : Ueber einige permocarbonische Pflanzen von der unteren Tunguska (Sibirien) (*Zeitschr. deutsch. geol. Ges.* LXIII. Abh. pp. 418-428, 1911. — *Bot. Centralbl.* CXX, 1912, n° 31, p. 122. — Pflanzengeographisches aus der paläozoischen Flora mit Ausblicken auf die mesozoischen Folgeforen. I Th. (*Botan. Jahrb.*, LII, Hft. 3 ; s. 269, 1915).

(3) G. Pettunnikov : Einige Worte über die Kohlenlagerstätte von Sudshenka. *Annuaire géologique et minér. de la Russie*, vol. XI, livr. 6-7, pp. 191-199, pl. VII-IX, 1910.

(4) D. Zalessky : On the impressions of the fossil plants from the coal-bearing deposits of Sudzenka. (*Bull. Soc. of Naturalists of Orel*, livr. IV, pp. 1-38, pl. I, 1912).

L'expédition de M. A. V. Jouravsky dans le bassin de la Petchora (rivière Oranetz, riv. Kojime-Torovéï, riv. Adzva) a fait connaître de nouveaux gisements à plantes *d'affinités gondwaniennes*. M. D. Zalessky (3) qui en a entrepris l'étude, cite de la rivière Adzva : *Cordaites æqualis*, *Gangamopteris*, *Danæopsis Hughesi*, *Schizoneura gondwanensis*, formes de la flore de Gondwana, *Callipteris uralensis*, rappelant par la forme de ses frondes, d'après M. Seward, le *Neuropteridium validum*, plante de l'Inde et de l'Hémisphère sud. Le *Danæopsis Hughesi* est connu dans l'Inde dans les Parsora beds (Middle gondwana), dans la province de Chansi (Chine), dans le Rhétien du Tonkin, et probablement dans la série Middle Karroo de Beaufort (Afrique Australe). La détermination exacte de l'âge de ces couches de l'Adzva est une question minutieuse. Le *Gangamopteris rossica* plaiderait en faveur du Permien inférieur ; le *Callipteris uralensis*, caractéristique de la flore des grès cuivreux de l'Oural, est du Permien supérieur. La question ne pourra être tranchée définitivement que par la découverte de nouveaux matériaux et par l'analyse des autres flores du bassin de la Petchora.

D'autres localités asiatiques, dont l'âge n'est pas certain, sont également mentionnées par M. Gothan (1915). C'est surtout d'après l'autorité de Schmalhausen, qui considérait à tort les couches de Kousnetz et de la Toungouska comme jurassiques, que M. Krasser (1905) a rapporté au jurassique la plupart de ces localités à fossiles végétaux. M. Gothan (4) cite le *Phyllotheca* cf. *deliquescens* (Transbaïkalie occidentale, Mongolie orientale, Mandchourie) ; *Phyllotheca* cf. *equisetoides* (Transbaïkalie occidentale) ; *Ph. sibirica* (Mandchourie) ; *Schizoneura gondwanensis* (Mongolie).

---

(1) Gothan in *Botanisches Centralblatt*, CXXIII, n° 44, 1913, p. 488.

(2) A. C. Seward *op. cit.* : Antarctic fossil plants, p. 37, 1914.

(3) D. Zalessky : Flore gondwanienne du Bassin de la Petchora. I. Rivière Adzva. (*Bull. Société Ouralienne d'amis des Sciences Naturelles à Yékatérinbourg*, XXXIII, pp. 1-31, pl. I-IV, 1913).

(4) W. Gothan : Pflanzengeographisches aus der paläozoischen Flora mi Ausblicken auf die mesozoischen Folgefloren. 1 Th. (*Botan. Jahrb.* LII, Hft. 3, s. 269, 1915).

AUSTRALIE ET TASMANIE

Les couches à *Glossopteris* de la Bett's Creek (Nord du Queensland), longtemps rapportées au Crétacé, doivent être classées dans le Permo-carbonifère et probablement dans le Carbonifère (Houiller) supérieur (1). Elles sont distinctes des couches de *Grès du Désert* qui les recouvrent en discordance. M. J.-H. Reid mentionne dans ces couches le *Glossopteris Browniana* Brgt, *Vertebraria*, *Phyllotheca*.

M. Lionel C. Ball (2) a rapporté la découverte, dans le Nord du Queensland (Australie), du *Sphenophyllum speciosum*, caractéristique des couches du Gondwana inférieur de l'Inde; preuve de plus que l'Australie était unie à l'Inde, comme d'ailleurs au Sud de l'Afrique, durant le Permo-Carbonifère.

En Australie et Tasmanie les preuves sont nombreuses de l'extension du glaciaire au Permo-carbonifère (3). Dans la Nouvelle Galles du Sud, dans la terre de Victoria et le Queensland, on mentionne des témoins d'une flore *pré-Glossopteris* dans la *tillite* d'origine glaciaire (4). Ici comme dans l'Inde la flore à *Glossopteris* manque de représentants des genres *Lepidodendron* et *Sigillaria*. Cette flore est largement répandue : en Tasmanie, dans le bassin houiller de Mersey, dans la série de Newcastle et de Murce (Nouvelle Galles du Sud), dans le grès du Bacchus Marsh (Victoria), dans plusieurs localités de l'Australie occidentale, dans la série de la rivière Bowen (Queensland).

NOUVELLE-ZÉLANDE

D'après une étude de M. C. T. Trechmann (5), l'analyse des faunes paraît confirmer les conclusions de N. Arber. Les fossiles marins de Kaihiku (ex. *Daonella indica*), qui sont associés à des couches à végétaux au Mt. Potts, appartiennent au Trias moyen ou au Trias supérieur (1). D'autre part la série de Maitai et surtout les calcaires de Maitai, dans la gorge de Wairoa, ont fourni à l'auteur des fossiles permo-carbonifères identiques à ceux de la Nouvelle Galles du Sud. Aux temps permo-carbonifères, quand le calcaire de Maitai se déposait, c'était non loin du rivage de cette terre de Gondwana (Australie, Tasmanie...) où la flore à *Glossopteris* s'est développée et où les conglomérats glaciaires sont reconnus. Jusqu'ici on n'a pas reconnu de vrai *Glossopteris*, ni de conglomérats glaciaires en Nouvelle-Zélande, d'après N. Arber (2). Il convient d'ajouter que l'absence de *Glossopteris* n'est pas admise sans réserve par M. Seward, de même que cette conclusion de N. Arber qu'il n'y a pas de preuves que la Nouvelle-Zélande ait fait partie du continent de Gondwana (3).

---

(1) J. H. Reid : The *Glossopteris* beds of Bett's Creek, Northern Queensland (*Geological Surv. of Queensland*, Publ. n° 254, p. 21, 2 maps, 4 text-fig., 1916).

(2) Lionel C. Ball : Report on the Mount Mulligan Coal-field (*Geol. Surv. Queensland*, 1912, publ. 237, p. 11).

(3) Cf. W. Howchin : Australian glaciations. *Journ. Geol.*, XX, p. 1913, 1912.

(4) Cf. A. C. Seward, *op. cit.*, Antarctic fossil plants, p. 31, 1914.

(5) C. T. Trechmann : The age of the Maitai series. (*Geol. Magazine*, Dec. VI, vol. IV, n° 2, February 1917, pp. 53-63, pl. IV and V).

Après l'examen d'empreintes du Permien recueillies en Nouvelle-Calédonie par M. Piroutet, M. Guillaumin (4) a conclu que la présence du genre *Glossopteris* n'avait pas encore été constatée dans cette île.

ANTARCTIQUE

La découverte de *Glossopteris* dans l'Antarctique est due aux recherches des naturalistes de l'expédition Scott au pôle Sud (1910-1914). Les empreintes de plantes en question furent trouvées sous la tente près des cadavres du Capitaine Scott et de ses camarades. Ces plantes proviennent de lits charbonneux, qui se trouvent dans les grès de Beacon, à l'île Backley, par 85° de latitude Sud. On sait le rôle important que jouent ces grès dans la topographie de l'Antarctique. Ils sont presque horizontaux et s'étendent sur la région depuis le Mt. Nansen par 74° de latitude sud jusqu'au 85°, où ils atteignent une épaisseur de 450 m. M. Seward (1) a identifié, parmi les empreintes des *Beacon sandstones* : *Glossopteris indica, G. indica* v. *Wilsoni, Vertebraria* et conclut à l'âge probablement permo-carbonifère de ces lits à plantes de l'île Buckley.

---

(1) C. T. TRECHMANN : The Trias of New-Zealand (*Quart. Journ. Geol. Soc., London*, February 7, 1917.

(2) N. ARBER : A preliminary note on the fossil plants of the Mount Potts beds, New-Zealand (*Proc. Royal Soc.*, B, LXXXVI, pp. 344-347, 1913). — The earlier mesozoic floras of New-Zealand (*New-Zealand geol. Surv. Palæont. bull.*, N° 6, pp. 20 à 22, 35 à 38, 1917).

(3) A. C. SEWARD, *op. cit.*, Antarctic fossil plants, p. 39, 1914.

(4) A. GUILLAUMIN : Notes de paléobotanique néo-calédonienne (*Rev. gén. de Botanique*, XXXI, pp. 273-276, pl. VIII, 1919).

La découverte de ces *Glossopteris* dans l'Antarctique (*Glossopteris* qui ne sont d'ailleurs pas en place et peuvent provenir de régions encore plus méridionales) paraît bien confirmer l'hypothèse émise par divers auteurs [M. Blanford (1884), R. Zeiller (1897), M. Seward (1897)] ; la flore à *Glossopteris* aurait apparu dans l'antarctique vers la fin du Carbonifère et se serait propagée à partir de là, dans les différentes régions de la terre de Gondwana (2).

§ B — Etudes spéciales des groupes de végétaux paléozoïques.

1) DÉVONIEN INFÉRIEUR ET MOYEN.

La plus ancienne flore terrestre connue

Sur l'origine des plantes terrestres, qui se perd dans la nuit des temps primaires, nous en sommes réduits à des hypothèses. Ces dernières années plusieurs savants ont remis à l'ordre du jour l'hypothèse de l'origine algaire des végétaux terrestres (3), mais nous voulons surtout insister ici sur des faits nouveaux intéressant la flore à *Psylophyton* et sur les questions qui se posent à leur sujet (4).

En 1916, M. Halle (5) a donné la description de la flore du *Dévonien inférieur* de Roeragen (Norvège). La flore à *Psilophyton* et à végétaux terrestres est sans nul doute d'apparition plus ancienne.

---

(1) A. C. SEWARD : Antarctic fossil plants. British Museum. (*British Antarctic (Terra Nova) expedition 1910, natural history report.* Geology, vol. I, n° 1, pp. 1-49 ; pl. I-VIII ; Maps A.C ; text-fig. 1-6, 1914.)

(2) Cf. O. NORDENSKJOLD : Antarktis. *Handbuch der Regionalen Geologie.* Bd. VIII, Abth. 6, 1913.

(3) F. E. FRITSCH : The algal ancestry of the Higher plants (*New Phytologist*, XV, p. 233, 1916). — A. H. CHURCH : Thalassiophyta and the subaerial transmigration (*Oxford botanical Memoirs*, N° 3, 95 pages, 1919, Oxford Univ. press.

(4) Cf. F. O. BOWER : The earliest known land-flora (*The Glasgow Herald*, May 26, 1917). — A. C. SEWARD : The oldest land-vegetation (*Scientia*, XXVIII, pp. 157-164, 1920). — R. POTONIÉ : Die ältesten Landpflanzen (*Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, N. F. XIX, Nr 52, s. 821-825, 1920).

(5) T. G. HALLE : Lower devonian plants from Röragen in Nörway (*Kongl. Svensk. Vetenskapsakademiens Handlingar*, LVII, N. 1, 47 pp., 4 pl., 1916).

comme le même auteur en a récemment fait la remarque à propos du *Psilophyton (?) Hedei* du Silurien de Gothland (1) : la flore de Roeragen comprend des *Ptéridophytes microphyllinées* (*Arthrostigma gracile* et *Psilophyton princeps*), dont les axes sont vascularisés : plantes qui appartiennent donc, d'après M. Halle, à des Cryptogames vasculaires, mais primitives, archaïques : conclusion discutée, on peut le dire de suite, par N. Arber (2) qui voit dans ces mêmes plantes des thallophytes, qui par suite d'une adaptation à des conditions spéciales de milieu auraient acquis des vaisseaux, comme d'autres thallophytes ont pu acquérir de vrais tubes criblés. N. Arber donne le nom de *Procormophytes* à ces ancêtres des *Cormophytes*, à ces thallophytes déjà évolués.

L'une des empreintes décrite par M. Halle sous le nom de *Sporogonites exuberans* (3) est une sorte de capsule, que l'auteur considère comme très analogue au sporogone des Bryophytes (4). Tout en comparant ce sporogone avec celui des Muscinées, M. Halle y voit un type archaïque, primitif « généralisé » de sporogone et peut-être de sporophyte.

Les *Psilophytales*. — En 1917, MM. Kidston et Lang (5) ont eu la bonne fortune d'obtenir des plantes à structure conservée de Rhynie (Aberdeenshire, Ecosse). Plusieurs bancs de silex remplis de végétaux ont été découverts par le Docteur W. Mackie dans l'*Old red sandstone*. L'âge de ce niveau est déterminé en ce sens qu'il ne peut être plus récent que le *Middle Old Red*. Les *Rhynia* dont les auteurs précités ont découvert deux espèces, étaient des plantes sociales ; leurs rhizomes sans racines, fixés par des rhizoïdes, traçaient le sol tourbeux où se développaient ces plantes ; ils se continuaient par des axes aériens qui se divisaient parfois dichotomiquement, émettaient de place en place des excroissances hémisphériques, mais ne portaient pas de feuilles. La structure de la tige est simple : au centre une masse ligneuse solide, entourée de liber, une écorce épaisse, un épiderme et sur les rameaux aériens une cuticule et des stomates. Les sporanges, de taille relativement grande (12 mm.), sont cylindriques, terminent des rameaux aériens, ont une paroi épaisse, de nombreuses spores d'une seule sorte et n'offrent pas trace de tissu stérile.

---

(1) T. G. Halle : *Psilophyton (?) Hedei* n. sp., probably a land-plant, from the Silurian of Gothland (*Svensk Botanik Tidskrift*, XIV, 2-3, pp. 258-260, pl. I, 1920).

(2) E. A. Newell-Arber : Devonian floras, a study of the origin of Cormophyta, 100 pages, 47 fig. Preface by Scott (*Cambridge University press*, 1920).

(3) Voir aussi T. G. Halle : A fossil *Sporogonium* from the Lower Devonian of Röragen in Nörway (*Botan. Notiser*, pp 78-81, 1916).

(4) Cf. *Rev. gén. bot.*, XXXIII, p. 563, 1921.

(5) R. Kidston and W. H. Lang : On Old Red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part. I. Rhynia Gwynne-Vaughani (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, LI, pt. III, pp. 763-783, pl. I-X, 1917).

Un autre genre, *Hornea*, a été distingué par MM. Kidston et Lang (1) et rangé avec les *Rhynia* dans la famille des *Rhyniacées*, classe des *Psilophytales*. Cette classe nouvelle de *Ptéridophytes* est caractérisée par la situation des sporanges, nés à l'extrémité des rameaux aériens et sans rapport aucun avec des organes foliaires. La plante désignée sous le nom de *Hornea Lignieri* ne possède ni feuilles, ni racines. Le rhizome tuberculeux rappelle le *protocorme* ou tubercule embryonnaire du genre *Phylloglossum* et de quelques *Lycopodium*. La découverte de ce genre *Hornea* donne raison à Treub qui écrivait en 1890 : « Chez les ancêtres des Cryptogames vasculaires actuels un organe a pris naissance qui a dû avoir beaucoup de ressemblance avec le tubercule embryonnaire des Lycopodes ». Les sporanges cylindriques terminaux du genre *Hornea* ont une columelle, de même que le *Sporogonites exuberans* Halle.

Dans une troisième partie de leur étude détaillée des plantes à structure conservée de Rhynie (Aberdeenshire), MM. Kidston et Lang examinent en détail les caractéristiques d'un nouveau genre de *Psilophytales* : le genre *Asteroxylon* (2). De même que les *Rhynia* et *Hornea*, précédemment étudiés, la plante nouvelle se trouve dans le lit tourbeux silicifié de Rhynie, mais à l'état fragmentaire. Les auteurs ont cependant réussi, par l'analyse minutieuse de ces débris, à reconstituer cette plante dont le rhizome ne porte pas traces de feuilles et se continue en une tige aérienne se divisant par dichotomie et se ramifiant aussi latéralement. Les axes aériens, dont le diamètre varie de 1 cm. à 1 mm., portent des feuilles simples, longues de 5 mm. et sans nervure dans leur partie libre ; la trace foliaire se termine dans leur région basilaire. De petites écailles foliaires sont aussi signalées à la surface des tiges, dans la zone de passage des rhizomes aux axes aériens.

---

(1) R. Kidston and W. H. Lang : On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed. Pt II. Additional notes on *Rhynia Gwynne-Vaughani*, with description of *Rhynia major* n. sp. and *Hornea Lignieri* n. g. n. sp. (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, LII, pt. III, pp. 603-627, pl. I-IX, 1920)

(2) R. Kidston and W. H. Lang : On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part. III. Asteroxylon Mackiei Kidston and Lang (*Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, vol. LII, part. III, pp. 643-680, pl. I-XVII, May 1920).

Sur une coupe transversale des rhizomes, on reconnait un épiderme lisse, sans poils, une écorce différenciée en deux zones, un cylindre central de bois entouré d'une zone claire de liber et dans le bois on ne peut distinguer de protoxylème et de métaxylème. Dans la région qui confine aux axes aériens, la structure de la stèle se modifie et devient étoilée, d'où le nom d'*Asteroxylon*. Les tiges aériennes ont une étoile ligneuse composée de trachéides à épaississements spiralés, qu'il s'agisse du proto ou du métaxylème. Les éléments de protoxylème, plus étroits, sont immergés dans la région distale des rayons ligneux, d'où partent les traces foliaires. Le liber apparaît comme uniforme ; ses tubes allongés, à paroi mince, remplissent les intervalles entre les rayons ligneux et entourent la stèle. Une autre particularité de structure de ces axes, c'est de présenter des trabécules et de larges espaces intertrabéculaires dans la zone moyenne de l'écorce interne. L'écorce externe et l'épiderme muni de stomates se continuent dans les feuilles. MM. Kidston et Lang n'ont pas trouvé d'organes reproducteurs en connexion avec ces axes, mais ils ont de sérieuses raisons de considérer comme probable l'attribution à l'*Asteroxylon Mackiei* de petits rameaux sporangiophores, et de sporanges piriformes, à déhiscence terminale, trouvés dans certain silex de Rhynie.

(*A suivre.*)

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(*suite*)

Au point de vue anatomique, *Artemisia campestris* est un excellent exemple de xérophile typique (fig. 35, B) ; les feuilles présentent un épiderme considérablement épaissi, des stomates enfoncés, un tissu palissadique isolatéral et très dense, un mésophylle aquifère bien développé. Ces différents caractères épharmoniques se retrouvent isolément ou réunis, chez *Armeria plantaginea* (fig. 35, A), *Silene Otites*, *Scleranthus perennis*, chez les Graminées vivaces où l'on observe, de plus, un grand développement de l'appareil de soutien qui donne de la rigidité aux feuilles.

L'association à *Corynephorus* est essentiellement un groupement de plaines et de basses montagnes.

Dans le Bassin de Paris, cette association est répandue sur tous les sables siliceux ; d'excellents types s'observent, par exemple, dans la forêt de Fontainebleau, dans la forêt d'Ermenonville, dans le pays de Bray, dans la forêt d'Orléans et en Sologne.

Dans l'Ouest de la France, on retrouve communément ce groupement ; le *Cynodactyletum* et la « sous-association » qui s'y rattache, le *Nardetum*, décrits par Gadeceau (112), renferment la plupart des espèces signalées ici, auxquelles s'ajoutent des éléments occidentaux ou méditerranéens comme *Ornithopus ebracteatus*, *Linum gallicum*, *Linaria Pelliceriana*, *Polycarpon tetraphyllum*. Dans les landes de Gascogne, c'est un des groupements les plus répandus.

Dans les plaines sableuses de l'Allemagne du Nord, P. Gräbner (124) signale sous le nom de *Heidekrautlose-Sandfelder* et de *Weingärtneria* (*Corynephorus*) *canescens*-Heide, un groupement développé dans les parties dénudées des bruyères et qui correspond au *Corynephoretum* décrit ici ; cet auteur cite, entre autres, comme espèces caractéristiques, *Spergula pentandra*, *Teesdalia nudicaulis*, *Sisymbrium Thalianum*, *Corynephorus canescens* et, en outre, parmi les espèces abondantes, *Scleranthus perennis*, *Potentilla argentea*, *Trifolium arvense*, *Armeria plantaginea*, *Veronica verna*, *Filago minima*, *Artemisia campestris*.

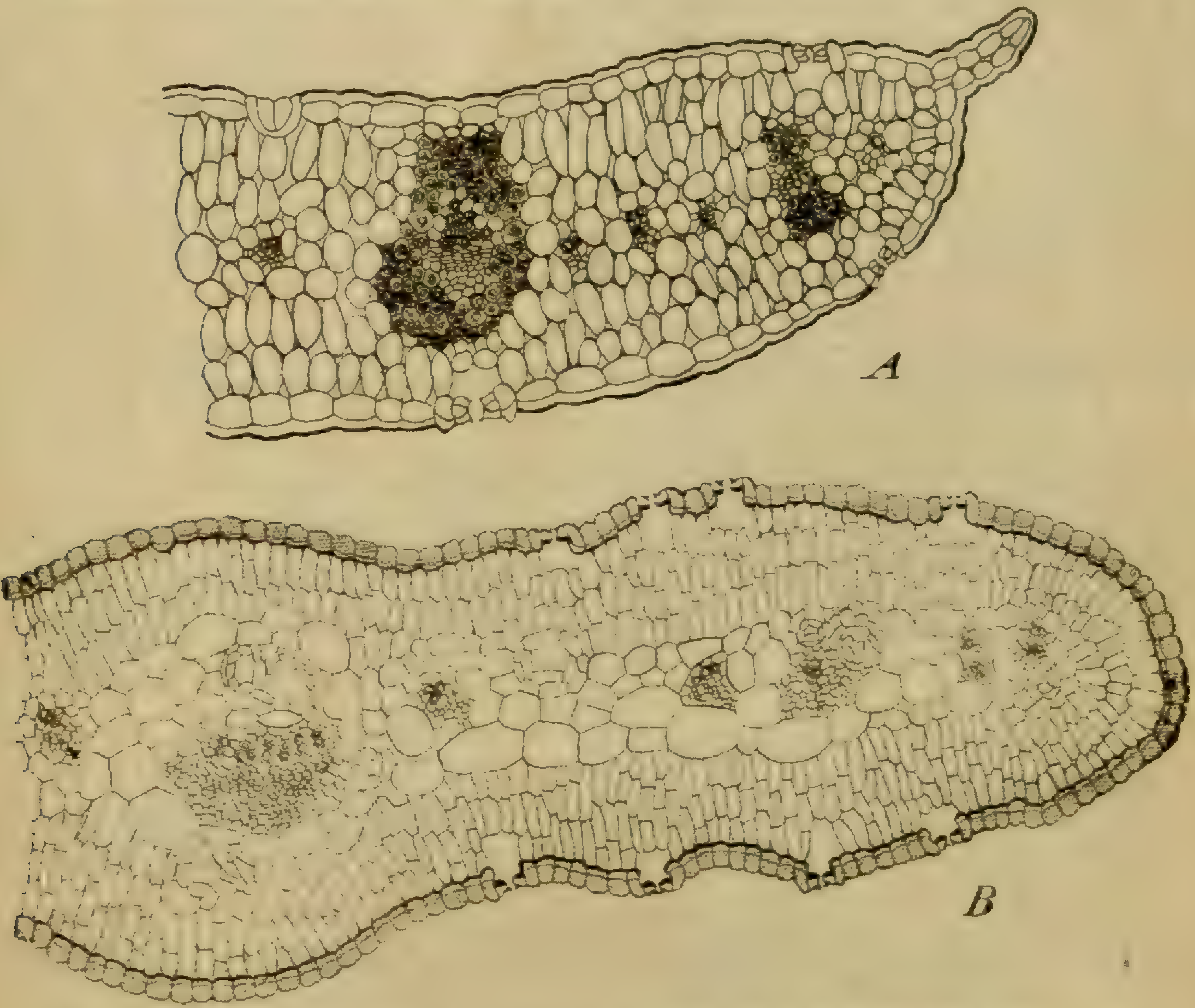


Fig. 35. — Types de feuilles à structure xérophytique chez *Armeria plantaginea* (A) et *Artemisia campestris* (B), deux plantes caractéristiques de la pelouse à *Corynephorus*.

Sur les gneiss et granites décomposés du Centre de la France, le *Corynephorus* est souvent dominant avec son cortège de caractéristiques ; à cet égard, on pourra utilement comparer à la liste du tableau XV, celles que donnent Magnin [167] pour la flore des « gores » du Lyonnais et J. Braun-Blanquet [27] pour le *Corynephoretum* des Cévennes méridionales : la valeur élevée du coefficient de communauté n'y laisse aucun doute sur l'identité des trois groupements. C'est ainsi que sur les 30 espèces attribuées par ce dernier auteur au *Corynephoretum*, plus des trois quarts appartiennent à ce même groupement dans notre territoire.

Il faut noter le nombre important d'espèces communes au *Corynephoretum* et aux groupements des dunes fixées du littoral de la mer du Nord et de la Manche, où l'on retrouve, à côtés d'espèces plus ou moins étroitement liées au voisinage de la mer comme *Ammophila arenaria*, *Carex arenaria*, *Eryngium maritimum*, *Agropyrum junceum*, des psammophiles de l'intérieur comme les *Cerastium*, *Corynephorus*, les *Aira*, *Trifolium arvense*, *Silene Otites*, *Artemisia campestris*, *Jasiona montana*, *Sedum acre*, *Teedalia nudicaulis*, etc... [170, 233].

Il y a lieu de remarquer enfin que plusieurs des caractéristiques du *Corynephoretum* participent aux groupements steppiques de l'Europe orientale : *Artemisia campestris* est une des dominantes des steppes à Armoises de la Hongrie et de la Russie méridionale où se trouvent aussi *Silene Otites*, *Kœleria gracilis*, *Potentilla argentea*, etc. [104, 153].

Au point de vue génétique, l'association à *Corynephorus* est en étroite liaison avec les landes et bruyères sèches à *Calluna* et *Sarothamnus* et avec la Chênaie de Chêne sessile sur sables siliceux secs. Par rapport à ce dernier groupement, le *Corynephoretum* apparait souvent comme une association résultant de la dégradation du taillis (Pl. 8, phot. III) et développée dans les parties clairièrées; on y rencontre alors des éléments du tapis herbacé de la Chênaie qui, pour la plupart, supportent une forte illumination, ainsi *Melampyrum cristatum*, *M. pratense*, *Deschampsia flexuosa*, *Sedum purpurascens*, *Teucrium Scorodonia*.

Envahi par la Callune, *Erica cinerea* ou le Genêt à balai, le *Corynephoretum* se transforme peu à peu en bruyère ou en lande ; les Thérophytes sont éliminées graduellement à mesure que les espèces sociales vivaces s'emparent des places dénudées.

Voici, par exemple, un relevé se rapportant à un stade intermédiaire entre ces deux groupements :

Bruyère discontinue sur sables siliceux (s. de Fontainebleau), en lisière du bois des Garennes, près Enfer :

	Cladonia uncialis	r	**Ph**	*Sarothamnus scoparius*	abt
	C. furcata	pa	**H**	*Potentilla Tormentilla*	pa
	Polytrichum piliferum	abt	**H (Th)**	*Hypericum humifusum*	r
Th	*Aira præcox*	r	**Chl**	*Erica cinerea*	abt
Th	*A. caryophyllea*	rr	**Chl (Ph**	*Calluna vulgaris*	dt
H	*Corynephorus canescens*	r	**Th**	*Erythræa Centaurium*	pa
H	*Nardus stricta*	rr	**Chh**	*Galium saxatile*	pa
Gtb	*Orchis Morio*	rr	**Th**	*Filago canescens*	r
Th	*Cerastium semidecandrum*	r	**Th**	*F. apiculata*	r
Th	*Teesdalia nudicaulis*	r	**Chh**	*Hieracium Pilosella*	pa
Th	*Tillæa muscosa*	r	**H²**	*Hypochœris radicata*	pa
Chh	*Genista sagittalis*	r			

* * *

Dans les sablonnières, les ballastières ainsi que dans les aires récemment abandonnées par la culture, le *Corynephoretum* peut parfois se reconstituer, mais il apparaît presque toujours sous des formes altérées où les éléments primitifs sont effacés par des messicoles, des rudérales et des espèces d'introduction récente. Il s'agit alors de groupements mixtes, mal définis, très instables et dont la composition floristique très variée se prête mal à un triage sociologique.

Ce groupement, que je désignerai du nom général de friche à herbes psammophiles est surtout bien développé sur les alluvions anciennes et présente là le maximum de diversité florale. La liste complète des espèces que j'ai observées dans ces lieux incultes comprenant quelque cent cinquante espèces, je me bornerai à citer, dans la liste suivante, les plantes qui ont ici leur station préférée ou qui se font remarquer par leur abondance :

Th	*Digitaria filiformis*	**Grh**	*Agropyrum repens*
Th	*Bromus tectorum*	**Grh**	*A. campestre*
H	*Agrostis vulgaris*	**Grh**	*Asparagus officinalis*
Th	*Apera interrupta*	**H**	*Rumex Acetosa*
Th	* *Vulpia longiseta* (1)	**Th**	* *Polycnemum majus*
Th	*V. sciuroides*	**Th**	*Arenaria serpyllifolia*
Th	* *Eragrostis major*	**Th**	*Alsine tenuifolia*
H	*Poa compressa*	**Th**	*Silene conica*
Th	*Nardurus unilateralis*	**Th**	*Herniaria hirsuta*

---

(1) Les espèces marquées d'un astérisque n'ont pas été rencontrées en dehors des alluvions anciennes.

Th	* *Corrigiola littoralis*
Th	*Dianthus prolifer*
Th	*Sedum rubens*
H	* *Farsetia incana*
Th	*Geranium pusillum*
H^{2}	*Œnothera biennis*
Th	*Tordylium maximum*
Th	* *Heliotropium europæum*
H^{2}	*Echium vulgare Wierzbickii*
Th	* *Amsinckia angustifolia*
Th	*Echinospermum Lappula*
Hch	*Marrubium vulgare*
H^{2}	*Verbascum Thapsus*
H^{2}	*V. phlomoides*
Th	* *Plantago arenaria*
Th	* *Anthemis arvensis*
H	*Senecio erucifolius*
H^{2}	*Onopordon Acanthium*
H^{2}	*Crepis tectorum*
H^{2}	*Tragopogon dubius*
H^{2}	*Thrincia hirta*
Th	*Erigeron canadensis*

Ces friches sont homologues des friches à Molènes étudiées plus haut et, dans les sables franchement calcaires, les deux types sont souvent en mélange ; la liste ci-dessus comporte, d'ailleurs, plusieurs psammophiles calcicoles telles *Polycnemum majus*, *Echinospermum Lappula*, *Tragopogon dubius*, dont la présence démontre ces mêmes variations édaphiques signalées précédemment.

9. — ASSOCIATIONS DES BOIS MÉSO-HYGROPHILES

Aulnaie

L'Aulne et la plupart de ses associés trouvent leur optimum écologique sur les sols mouillés, inondés pendant une grande partie de l'année, conditions qui se réalisent principalement dans le fond des vallées, sur les alluvions modernes et, sur les pentes, aux niveaux aquifères de l'argile plastique et des marnes vertes ; au point de vue topographique, on peut donc distinguer une Aulnaie de vallées (ou Aulnaie d'alluvions) et une Aulnaie de pentes.

Représentée dans les vallées de l'Oise et de la Seine presque uniquement par des individus dégradés, fragmentaires ou incomplètement développés, l'Aulnaie est, par contre, très bien constituée le long des cours d'eau secondaires ; elle forme, sur les berges, un rideau interrompu qui s'étale çà et là en taillis mêlés à strate arbustive très variée. Les plantations étendues de Trembles qui ont été faites dans ces vallées, favorisent le maintien et la reconstitution de l'Aulnaie sous des formes rélativement peu altérées.

Lorsque l'argile plastique affleure au flanc des coteaux (dans l'Ouest du Vexin), l'Aulnaie s'y installe dans les parties les plus mouillées, autour des sources et le long des ruisselets, mais elle est rarement aussi bien développée que dans le fond des vallées.

Dans les hautes buttes tertiaires, l'Aulnaie est fréquente au niveau des marnes supragypseuses et des marnes vertes (Pl. 10, phot. I et II, tome 33 ; Pl. 11, phot. II, tome 33) ; dans les petits vallons humides orientés E.-W., elle forme des coulées le long des ruisselets ou bien des ilots localisés dans les parties marécageuses et enclavés dans la Chênaie de Chêne pédonculé.

Les relevés 1-21 du tableau XVI, se rapportent à des individus d'associations développés à ces différents niveaux ; le relevé 22 provient du pays de Bray :

1. Berges de la Seine à Guernes.
2. Bords de l'Epte à Gommecourt.
3. Bords de l'Epte à Dangu.
4. Bords de l'Aubette à Blamécourt.
5. Tremblaie au bord du Montcient à Gaillon.
6. Vallée de la Viosne à Us.
7. Vallée du Sausseron à Vallangoujard.
8. Vallée de l'Esches à Bornel.
9. Bords du Réveillon à Délincourt.
10. Vallée de la Troesne à Monts.

Alluvions modernes

11. Source et ruisselets à Berthenonville.
12. Bois avec fossés à Villarceaux.
13. Source et ruisselets à Hérouval.
14. Bois marécageux à Montalet-le-Bois.

Argile plastique

15. Versant S-E. des Buttes de Rosne, entre le Ruel et le Heaulme.
16. Bois du Bout-du-Bois à Montagny.
17. Bois des Garennes près Lainville.
18. Bois de Méré près Chaussy.
19. Bois de la Bucaille près Aincourt.
20. Bois du Prieuré Saint-Laurent près Sailly.
21. Bois de l'Etang près Fremainville.

Marnes vertes

22. Bois de l'Huyère près Savignies Pays de Bray (Oise).

A la longue liste des associés de l'Aulne, il faut encore ajouter, en dehors d'un certain nombre d'espèces accessoires de valeur sociologique minime, mais souvent abondantes (*Ranunculus repens*, *Valeriana dioica*, *V. officinalis*, *Symphytum officinale*, *Rhamnus*

Tableau XVI

AULNAIE

	ESPÈCES	VALLÉES										PENTES											
		ALLUVIONS MODERNES										ARGILE PLASTIQUE				MARNES VERTES							Pays de Bray
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
	EXCLUSIVES																						
H	**Festuca gigantea**	+	pa	..	+	r	+	+	+	..	+	..	+	+	pa	r	..	+	..	..	..	+	..
H	*Agropyrum caninum*	+	r	+	.	pa	+	.	+	rr	+	+	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	**Carex pendula**	..	..	+	..	.	..	..	..	..	..	+	+	+	..	pa	+	+	+	r	abt	+	+
H	*C. strigosa*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	+	..	..	..	..	+
H	**C. remota**	+	r	.	+	rr	..	+	+	r	+	..	+	+	rr	abt	+	+	+	pa	+	+	+
H	*Cardamine silvatica*	.	..	..	..	..	..	..	.	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	rr	.	..	..
Th	*Impatiens Noli tangere*	..	abt	+	..	..	..	.	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H^2	**Dipsacus pilosus**	..	r	+	+	pa	+	+	+	pa	..	..	+	..	rr	..	+	..	..	..	..	..	..
	ÉLECTIVES																						
Grh	*Equisetum maximum*	..	..	..	..	..	..	..	..	r	..	+	+	+	**cdt**	..	..	..	..	r	..	+	.
Grh	**Scirpus silvaticus**	..	..	+	..	..	+	+	..	.	+	..	..	+	..	pa	+	+	..	pa	+	+	+
Gb	*Allium ursinum*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	pa	..	..	..	+	..	..	..	..
Ph	**Ribes rubrum**	+	abt	+	+	abt	+	+	+	..	+	..	..	+	abt	r	+	+	..	..	..	..	..
H	*Lychnis diurna*	..	pa	.	..	..	..	+	+	..	+	..	..	..	..	..	+	..	..	r	..	..	+
H	*Euphorbia stricta*	..	..	+	..	r	..	..	..	..	..	..	..	.	..	..	..	..	..	..	.	..	..
H	*Epilobium roseum*	..	..	+	+	..	+	..	.	rr	..	..	.	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..
H	**Primula elatior**	..	..	.	+	..	..	+	..	..	+	..	+	+	r	pa	+	+	+	abt	pa	+	+
H	**Stachys silvatica**	.	abt	..	+	pa	+	+	.	pa	+	+	+	+	r	r	+	..	..	pa	rr	..	+
	PRÉFÉRANTES																						
H	*Bromus asper*	..	r	.	+	..	..	+	.	..	+	+	..	+	..	..	..	..	+	..	..	..	..
H	*Poa trivialis*	..	..	+	..	..	+	.	..	abt	..	..	..	..	..	rr	+	..	+	rr	..	..	..
Grh	**Paris quadrifolia**	..	r	+	..	..	..	..	..	pa	+	+	+	..	..	r	+	+	+	r	+	..	+
Ph	**Salix cinerea**	.	..	..	+	..	..	+	+	..	+	..	..	+	..	pa	+	+	+	abt	..	+	+
Ph	*S. purpurea*	+	..	+	..	..	+	..	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Ph	*Populus nigra*	+	..	+	+	.	..	..	+	..	+	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Ph	**Alnus glutinosa**	+	**cdt**	+	+	pa	+	+	+	**cdt**	+	+	+	+	r	**dt**	+	+	+	pa	**dt**	+	+

H	**Humulus Lupulus**	+	pa	+	..	r	+	+	+	abt	..	..	..	..	abt	r	+	..	..	rr	r	..	..
H	**Rumex sanguineus**	+	ta	..	..	abt	+	+	+	pa	..	..	..	..	..	..	+	..	..	pa	..	..	+
H	*Rubus cæsius*	+	pa	..	..	**cdt**	+	+	..	abt	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	*Oxalis Acetosella*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	ta	..	+	+
Grh	**Circæa lutetiana**	..	r	..	+	..	..	+	..	..	+	..	+	+	..	abt	..	..	..	abt	..	+	+
Grh	*Ægopodium Podagraria*	..	..	..	+	pa	+	..	+	..	+	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Chh	*Lysimachia nemorum*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	pa	..	..	..	abt	+	..	..
Ph	**Fraxinus excelsior**	+	abt	+	+	pa	+	+	+	abt	+	+	+	..	pa	r	..	..	..	rr	+	..	..
H	*Calystegia sepium*	+	abt	.	..	..	+	..	..	pa	+	+	..	..	pa	.	..	..	..	..	..	..	..
Ph	*Solanum Dulcamara*	+	..	+	..	r	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	+	..	..	..	.	..	..
Ph	**Viburnum Opulus**	..	.	..	..	..	+	+	..	..	..	+	+	..	r	r	+	+	+	pa	..	..	..
H	**Eupatorium cannabinum**	..	..	+	+	pa	+	+	+	pa	+	+	+	+	..	..	..	..	..	r	..	..	+
H	**Cirsium oleraceum**	..	abt	+	+	abt	+	+	+	**cdt**	+	**dt**	..	.	**cdt**	..	..	..	..	rr	..	.	..
	ACCESSOIRES PRINCIPALES																						
H	*Polystichum spinulosum*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	r	+	+	+	r	+	+	+
H	*P. dilatatum*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	rr	..	+	..	..	..	+	..
H	*P. Filix-mas*	..	..	+	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	+	+	+	..	+	+	..
H	*Athyrium Filix-femina*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	abt	+	+	+	r	+	+	..
H	**Deschampsia cespitosa**	+	pa	..	+	r	..	+	..	r	..	..	..	+	..	..	+	+	..	pa	+	..	+
Grh	*Phragmites communis*	..	.	..	..	r	..	+	..	..	..	.	..	+	..	r	..	..	..	r	.	..	..
H	*Poa nemoralis*	..	r	..	..	abt	..	..	+	.	..	..	..	..	..	..	..	.	.	..	..	..	..
H	**Brachypodium silvaticum**	+	abt	..	..	..	+	+	+	pa	+	+	..	+	r	..	..	..	.	..	..	..	..
H	**Carex silvatica**	+	pa	..	..	abt	+	..	+	pa	..	+	+	+	pa	pa	+	+	+	..	+	+	+
Grh	**C. acutiformis**	..	r	**dt**	**dt**	r	+	+	..	..	+	..	+	..	r	ta	..	..	.	pa	..	+	+
Gtb	**Arum maculatum**	+	abt	.	+	pa	..	+	+	r	..	..	+	..	rr	..	+	..	..	..	.	+	..
Grh	*Listera ovata*	..	pa	.	+	abt	..	+	+	..	..	..	..	..	r	..	+	..	+	..	.	..	..
H	**Juncus effusus**	..	..	+	..	..	+	..	..	..	+	+	..	..	rr	abt	.	..	+	r	..	.	+
Gb	*Colchicum autumnale*	..	..	+	+	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	.
Ph	*Populus alba*	+	..	..	+	..	+	..	+	..	..	..	..	..	..	..	.	..	..	..	..	..	..
Ph	*P. Tremula*	+	..	+	+	**cdt**	+	+	..	r	..	.	..	..	abt	..	..	.	+	..	.	..	+
Ph	**Salix alba**	+	r	+	+	r	+	+	..	rr	+	..	..	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	+
Ph	*S. caprea*	+	..	+	..	r	+	..	..	..	..	+	+	..	r	..	..	..	..	..	..	..	..
Ph	*Quercus pedunculata*	..	r	..	..	..	r	..	..	..	r	..	..	..	..	..	.	.	..	r	..	+	+
Ph	*Ulmus campestris*	**cdt**	r	+	..	abt	+	..	+	..	..	..	..	.	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	**Urtica dioica**	**cdt**	pa	.	+	.	..	+	+	r	+	..	.	..	..	r	..	..	..	r	+	..	+
Th	*Polygonum Hydropiper*	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	r	..	..	+	..	+	+	..
Chh	*Malachium aquaticum*	..	..	+	..	..	..	+	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	*Stellaria uliginosa*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	r	..	+	..	..	+	..	+
H	*Lychnis Flos-Cuculi*	..	rr	+	..	.	..	..	..	r	+	+	..	..	..	rr	+	+	..	..	+	..	+
H	*Ficaria ranunculoides*	..	r	..	..	r	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	+	r	..	..	..

TABLEAU XVI *(suite)*

	ESPÈCES	VALLÉES										PENTES											
		ALLUVIONS MODERNES										ARGILE PLASTIQUE				MARNES VERTES							Pays de Bray
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
	ACCESSOIRES PRINCIPALES																						
Ph	*Clematis Vitalba.*	+	r	.	..	ta	+	+	+	abt	+	..	..	+	pa	..	..	..	..	..	..	..	..
H	*Caltha palustris*	..	..	+	+	..	+	..	..	r	..	..	+	+	..	..	..	+	..	..	..	..	..
H	*Aquilegia vulgaris.*	..	..	+	..	..	..	+	.	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..	rr	..	..	..
H^2	*Sisymbrium Alliaria*	+	rr		..	..	..	..	+	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	**Spiræa Ulmaria**	..	r	+	..	pa	+	+	..	**cdt**	+	+	..	+	pa	pa	+	+	+	..	+	..	+
H	**Geum urbanum**	+	pa	+	..	ta	+	+	+	..	..	..	+	+	..	..	+	.	..	pa	..	..	+
H^2	*Geranium Robertianum*	..	r		..	pa	.	+	+	..	..	..	..	..	rr	..	..	..	..	rr	..	..	..
Ph	*Evonymus europæus*	..	rr	.	..	r	..	..	..	..	+	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	.
Ph	*Rhamnus catharticus.*	.	rr	.	..	..	+	..	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..
H	*Hypericum tetrapterum*	..	.	+	+	..	..	..	.	..	+	..	..	..	r	rr	..	+	..	..	..	..	+
H	*Lythrum Salicaria*	..	..	+	..	..	..	+	..	..	+	+	..	+	pa	abt	+	..	..	r	..	..	+
H	**Epilobium hirsutum**	..	pa	+	+	..	..	+	..	.	+	+	+	..	r	rr	..	..	..	..	+	+	..
Ph	*Cornus sanguinea*	..	r		+	r	..	..	+	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H^2	**Angelica silvestris.**	..	abt	+	..	rr	+	+	..	r	+	+	+	+	abt	pa	..	+	..	..	..	..	+
H	*Heracleum Sphondylium*	.	.	+	..	..	+	..	+	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H^2	*Chærophyllum silvestre*	.	..	.	..	pa	..	..	+	pa	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Chh	**Lysimachia Nummularia**	+	abt	+	+	abt	+	+	..	abt	..	.	..	+	abt	..	+	+	+	..	+	..	+
Ph	*Ligustrum vulgare.*	..	abt	.	+	..	..	+	..	r	..	..	..	..	pa	..	..	..	..	..	..	..	..
Chh	**Glechoma hederacea**	+	pa	+	..	abt	+	+	.	abt	+	.		..	r	..	..	..	+	..	..	..	..
Th	*Galeopsis Tetrahit.*	..	..	.	..	r	..	+	+	..	..	..	..	+	..	.	+	.	..	..	..	+	..
H	**Ajuga reptans**	..	pa	..	+	pa	+	.	+	..	+	..	.	..	r	..	+	+	..	pa	..	+	+
Chh	**Lamium Galeobdolon**	..	..	+	..	..	+	..	..	r	..	..	..	..	..	r	+	+	+	abt	+	+	+
H	**Lycopus europæus.**	..	..	+	+	..	..	..	..	..	+	..	..	+	pa	pa	+	+	..	r	+	+	..
H	*Scrofularia aquatica*	..	..		..	..	+	..	..	..	+	+	+	+	r	..	..	+	..	..	..	..	..
H	*S. nodosa*	..	pa		..	..	..	+	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	+
Chh	*Veronica montana*	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	rr	..	..	..
H	**Galium palustre**	..	..	.	+	rr	.	..	..	..	..	..	..	+	..	abt	+	+	+	r	+	+	+
Th	*G. Aparine.*	+	r		+	..	..	..	+	pa	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	*Valeriana excelsa.*	+	r		..	r	..	+	.	..	+	+	..	..	..	..	+	..	..	..	..	+	..
H^2	**Cirsium palustre**	..	..	+	+	..	+	..	..	..	..	+	+	..	rr	r	+	+	+	..	..	+	+

Frangula, *Prunus spinosa*, *Bryonia dioica*, *Lotus uliginosus*, *Polygonum mite*, *Epilobium montanum*, *Rubus fruticosus* agg., *Carex pallescens*, etc.), plusieurs éléments caractéristiques (régionalement, tout au moins), non rencontrés dans les relevés du tableau XVI. Je citerai, en particulier, *Rubus Idæus* observé deux fois dans l'Aulnaie (Serans, Arthies), *Ranunculus nemorosus*, très rare le long d'un ruisselet à Jambville, *Cardamina Impatiens*, spécial aux grandes vallées et qui se rencontre, sporadiquement d'ailleurs, mais souvent en masse, dans les îles et sur les berges abruptes, dans des Aulnaies fragmentaires et *Androsæmum officinale*. Cette dernière plante, répandue dans les forêts de Haute-Normandie, est ici très rare (Magny, Lainville !) ; dans une grande partie de son aire, c'est plutot une associée du Chêne pedonculé. *Cardamine amara*, *Scolopendrium officinale*, *Geum rivale* se rencontrent quelque fois aussi dans l'Aulnaie de vallées, mais la valeur sociologique de ces espèces est, par rapport à l'Aulnaie, assez obscure.

Plusieurs espèces subspontanées ou naturalisées trouvent aussi dans l'Aulnaie des conditions d'habitat favorables telles *Inula Helenium* (Parnes, Trie-Château) qui a disparu de la plupart des localités anciennes, *Lonicera Xylosteum* (assez commun dans l'Aulnaie de vallées, également dans les bois calcaires frais), *Cerasus Padus* (Amenucourt, Valmondois), *Solidago glabra* (Tourly), *Sambucus nigra* (assez commun). L'Aulne blanc est quelquefois planté au bord des rivières (Gisors, Chars) et la plupart des associés de l'Aulne noir se retrouvent dans les petits peuplements qu'il forme (1).

L'examen du tableau XVI amène quelques remarques sur la répartition de plusieurs espèces caractéristiques dans les trois variétés locales de l'Aulnaie.

Lysimachia nemorum, *Carex strigosa* et *Oxalis Acetosella* sont localisés dans les hautes buttes tertiaires, au niveau des marnes vertes tandis que *Cirsium oleraceum*, *Dipsacus pilosus*, *Agropyrum caninum*, *Calystegia sepium*, *Rubus cæsius* y sont très rares ou manquent complètement alors qu'ils existent et abondent même dans toutes les vallées.

Dans l'Aulnaie développée au niveau de l'argile plastique, l'*Equisetum maximum* est constant et souvent dominant (Pl. 9, phot I, tome 33) ; c'est une plante qui recherche les sols mouillés mais bien drainés, où l'eau est renouvellée continuellement.

---

(1) Le Peuplier pyramidal, le Grisard sont également plantés le long des cours d'eau.

L'*Impatiens Noli-tangere* est strictement localisé dans la vallée de l'Epte où il abonde, d'Amenucourt à la Seine (Pl. 9, phot II, tome 33).

L'*Egopodium Podagraria*, dont la spontanéité est douteuse, cultivé autrefois comme plante médicinale, ne s'écarte guère des vallées où il s'observe, en dehors de l'Aulnaie, dans les haies et dans le voisinage des habitations.

Sur les plateaux d'argile à meulière, on observe des taches marécageuses boisées, non tourbeuses, où la présence de *Deschampsia cæspitosa*, *Carex remota*, *C. pendula*, *Epilobium obscurum*, *Festuca gigantea*, *Circæa lutetiana*, *Myosotis palustris*, *Alnus glutinosa*, *Salix cinerea* entre autres, permet de reconnaître des fragments de l'Aulnaie.

La végétation muscinale de l'Aulnaie est peu variée (1) ; dans les vallées, *Lophocolea bidentata*, *Catharinea undulata*, *Fissidens taxifolius*, *Mnium undulatum*, *Thamnium alopecurum*, *Brachythecium rutabulum*, *Eurhynchium Stokesi*, *E. prælongum*, *E. piliferum* sont fréquents et forment parfois des peuplements étendus. Ce sont des espèces ubiquistes des bois frais argileux ou marneux. Dans les parties les mieux éclairées et les plus humides, *Acrocladium cuspidatum* et *Hygroamblystegium filicinum* se rencontrent souvent.

Toutes ces espèces se retrouvent dans l'Aulnaie de pentes. Le long des ruisselets de l'argile plastique, *Mnium punctatum*, *Fissidens adiantoides*, *Pellia Fabroniana* ne sont pas rares et participent aussi à l'association muscinale des talus suintants calcaires analysés plus haut.

Le long des ruisselets des hautes buttes enfin, sur la terre humide, quelques espèces apparaissent qui sont nulles ou rares dans les vallées comme *Pellia epiphylla*, *Aneura pinguis*, *Pterygophyllum lucens* ; cette dernière Mousse, que j'ai rencontrée en abondance dans plusieurs localités du Vexin français [4], végète de préférence dans l'Aulnaie à Sphaignes analysée plus loin.

(*A suivre*)

---

(1) Les groupements de Muscinées corticoles sont étudiées dans un autre paragraphe.

Nemours. — Imp. ANDRÉ LESOT. *Le Gérant* : Emile MICHAUDON

L'INULINE
DANS LES PLANTES GREFFÉES
LA
GREFFE SOLEIL ANNUEL-TOPINAMBOUR

par **M. H. COLIN**

L'étude des échanges entre les plantes associées par le greffage est particulièrement intéressante lorsque les symbiotes diffèrent par leurs caractères chimiques. A cet égard, la greffe Soleil-Topinambour mérite de retenir l'attention. Le suc est *dextrogyre* tout le long de la tige et de la racine de *l'Helianthus annuus ;* il est fortement *lévogyre* dans la tige, la racine et les tubercules de *l'Helianthus tuberosus.* Cette divergence doit être rapportée aux hydrocarbones en solution dans le suc : le Soleil annuel ne renferme que du saccharose et des sucres réducteurs, du glucose principalement ; l'inuline et ses satellites prédominent dans le Topinambour. Voici en effet quelle est la composition exacte des deux plantes en ce qui concerne la nature et la concentration des hydrates de carbone présents dans les différents organes.

ANALYSE DU SOLEIL ANNUEL ET DU TOPINAMBOUR AUTONOMES. *Feuilles.* Les feuilles du Soleil annuel et du Topinambour renferment de l'amidon ; la feuille du Topinambour est même l'une des plus riches en amidon : les anciens Botanistes l'avaient déjà constaté. On y trouve, en outre, des principes hydrocarbonés solubles qu'il est facile de séparer de l'amidon par épuisement à l'alcool bouillant. Après évaporation de l'alcool sous pression réduite et défécation, les liqueurs sont franchement réductrices ; elles dévient à droite le plan de polarisation ; l'addition d'invertine a pour effet d'augmenter le pouvoir réducteur et de faire reculer la déviation ; l'indice de réduction enzymolytique est celui du sucre de canne. Indépendamment de l'amidon, les feuilles des *Helianthus annuus* et *tuberosus* contiennent donc du saccharose et des sucres réducteurs ; l'inuline y fait complètement défaut. Les tableaux ci-dessous traduisent ces résultats ; $[\alpha_1]$ exprime le pouvoir rotatoire direct des hydrocarbones en solution.

HYDRATES DE CARBONE DES FEUILLES DE SOLEIL ANNUEL ET DE TOPINAMBOUR

DATE RÉCOLTES	ORGANES ANALYSÉS	$[\alpha_1]$	HYDRATES DE CARBONE contenus dans 100 gr. d'organes frais		
			RÉDUCTEUR	SACCHAROSE	AMIDON
	Helianthus tuberosus				
7 VI 19 h.	parenchyme	+ 1	0 gr. 09	0 gr. 15	1 gr. 84
	nervures secondaires	+ 1	0 gr. 12	0 gr. 09	1 gr. 80
	nervure médiane	+ 2	0 gr. 31	0 gr. 16	0 gr. 93
	pétiole	+ 3	0 gr. 21	0 gr. 11	0 gr. 54
	Helianthus annuus				
13, VII 18 h.	parenchyme	+ 5	0 gr. 74	0 gr. 60	0 gr. 53
	nervures	+ 21	1 gr. 88	0 gr. 40	0 gr. 25
	pétiole	+ 17	2 gr. 75	1 gr. 20	0 gr. 20

Tiges. Les hydrates de carbone dextrogyres — amidon, saccharose, sucres réducteurs — élaborés par les feuilles du Soleil et du Topinambour sont utilisés de façon bien différente dans les tiges de ces deux plantes ; la tige du Topinambour se remplit d'inuline : celle du Soleil annuel n'en renferme jamais.

Durant la période de croissance active, les sucres délivrés par le pétiole à la tige du Topinambour servent aussi vite à l'édification des tissus : les parties jeunes de la tige n'ont pas d'inuline : celle-ci n'apparaît que plus bas, dans les régions plus anciennes . le pouvoir rotatoire des hydrates de carbone solubles, positif vers le sommet, diminue progressivement le long de la tige et devient franchement négatif. A mesure que la période de végétation se poursuit, la proportion d'inuline augmente ; à la maturité, la tige, *du haut en bas*, renferme sensiblement le même mélange d'hydrates de carbone que les stolons et les tubercules.

Rien de semblable ne s'observe dans la tige du Soleil annuel ; on y trouve, à tous les niveaux, le même mélange de saccharose et de sucres réducteurs à pouvoir rotatoire global positif.

HYDRATES DE CARBONE DES TIGES DE SOLEIL ANNUEL ET DE TOPINAMBOUR

Époque des récoltes	Organes analysés	$[\alpha_1]$	Hydrates de Carbone contenus dans 100 gr. d'organes frais		
			Réducteur	Saccharose	Inuline
	Helianthus tuberosus				
Juillet	sommet	+ 29	0 gr. 54	0 gr. 22	0 gr.
	milieu	+ 2	0 gr. 20	0 gr. 30	0 gr. 50
	base	— 15	0 gr. 08	0 gr. 40	1 gr. 86
fin Sept.	sommet	— 20	0 gr. 07	0 gr. 95	10 gr. 02
	milieu	— 20	0 gr. 06	0 gr. 70	8 gr. 01
	base	— 20	0 gr. 05	0 gr. 80	7 gr. 02
	Helianthus annuus				
Août	sommet	+ 7	0 gr. 57	0 gr. 70	0
	milieu	+ 10	0 gr. 24	0 gr. 13	0
	base	+ 10	0 gr. 24	0 gr. 15	0
	racine pivotante	+ 12	0 gr. 05	0 gr. 15	0

LA GREFFE SOLEIL-TOPINAMBOUR. En dépit de telles différences dans leur composition chimique, le Topinambour et le grand Soleil se laissent aisément greffer l'un sur l'autre. Cette association pose un problème du plus grand intérêt.

Lorsqu'un Topinambour est greffé sur un Soleil en greffe totale, les lévulosanes de l'épibiote se répandent-elles dans le sujet? Le Soleil peut-il tolérer l'inuline du Topinambour au point que le suc de sa tige cesse d'être dextrogyre? Et si l'on supprime toutes les feuilles de l'hypobiote de telle façon que, privé de son appareil assimilateur propre, il se trouve sous l'absolue dépendance de l'épibiote, saura-t-il utiliser les hydrocarbones lévogyres qui lui sont apportés par la tige de Topinambour ou, faute de pouvoir les remanier et se les assimiler, en sera-t-il réduit à végéter?

Inversement, le Topinambour greffé en Soleil annuel et dépouillé intentionellement de ses feuilles, ne recevant pas d'autres hydrocarbones que ceux que lui délivre la tige de Soleil, sera-t-il à même de fabriquer les polymères du lévulose qui normalement s'accumulent dans la tige et les tubercules?

Analyse des symbiotes. Dès 1894, Wöchting (1) affirmait, sur la foi de recherches microchimiques, qu'on ne trouve jamais d'inuline dans le symbiote Soleil, quel que soit le sens de la greffe.

Plus récemment, j'ai démontré (2) par des analyses rigoureuses que, même au voisinage du bourrelet, le suc est *dextrogyre* dans le symbiote Soleil et *lévogyre* dans le symbiote Topinambour.

Les plantes, hautes de 0^{m}.90 environ, furent greffées à la fin de juin à 80 cm. du sol ; vers la mi-octobre, elles atteignaient 1^{m}.50 en moyenne. Pendant toute la durée de l'expérience, on prit soin de supprimer les feuilles et les bourgeons au-dessous du bourrelet ; de cette façon, le greffon seul alimentait le sujet. On fit la récolte en prélevant sur la tige, de part et d'autre du bourrelet, 50 gr. de matériel frais aussitôt soumis à l'analyse. On a déterminé le pouvoir rotatoire global (α_1) des hydrocarbones solubles et dosé séparément le sucre réducteur, le saccharose, l'inuline

Voici les résultats :

HYDRATES DE CARBONE DE PART ET D'AUTRE DU BOURRELET

	Organes analysés	$[\alpha_1]$	Hydrates de Carbone contenus dans 100 gr. d'organes frais		
			Réducteur	Saccharose	Inuline
	Topinambour sur Soleil				
A	greffon : Topinambour	— 12	0 gr. 51	1 gr. 26	5 gr. 06
	sujet : Soleil	+ 40	0 gr. 40	0 gr. 78	0 gr.
B	greffon : Topinambour	— 13	0 gr. 73	0 gr. 98	5 gr. 74
	sujet : Soleil	+ 30	0 gr. 50	0 gr. 85	0 gr.
	Soleil sur Topinambour				
A	greffon : Soleil	+ 7	1 gr. 47	0 gr. 70	0 gr.
	sujet : Topinambour	— 13	0 gr. 42	0 gr. 33	2 gr. 42
B	greffon : Soleil	+ 11	1 gr. 04	0 gr. 50	0 gr.
	sujet : Topinambour	— 9	0 gr. 34	0 gr. 57	2 gr. 36

---

(1) Wöchting (*Königl. preuss. Akad. der Wissensch.* 7 juin 1894).

(2) H. Colin et Y. Trouard-Riolle. *C. R. Ac. Sc.*, T. 166, 1918, p. 867).

Le signe optique du suc est différent de part et d'autre du bourrelet : c'est le fait capital à interpréter. Il convient d'envisager séparément le cas du Soleil greffé en Topinambour et celui du Topinambour greffé en Soleil.

GREFFE TOPINAMBOUR SUR SOLEIL. Pour expliquer le changement du signe optique au niveau du bourrelet, le plus simple serait de dire que l'inuline du greffon Topinambour *ne passe pas* dans le sujet Soleil ; mais comment le prouver directement ? L'inuline se trouve en solution dans le suc de Topinambour ; elle est d'ailleurs suffisamment dialysable. Faut-il admettre que les membranes des cellules du Soleil sont imperméables à l'inuline ou que, les ayant franchies, l'inuline est immobilisée par précipitation ? De ces deux hypothèses, qui, sans doute, rendraient bien compte de l'absence d'inuline dans le symbiote Soleil, la première me paraît difficile à vérifier ; la seconde est contraire aux faits ; on s'en aperçoit en examinant les coupes pratiquées dans la région du bourrelet.

N'est-il pas aussi rationnel de penser que l'inuline pénètre dans le Soleil, mais pour y être utilisée conformément à la physiologie propre de l'*Helianthus annuus*? Celui-ci n'est pas une plante à réserves hydrocarbonées solubles ; par contre, son tissu ligneux prend un grand développement. Autonome ou vivant en symbiose, le Soleil utilise de la même manière les matériaux qui lui sont délivrés. Enté avec un Topinambour, il se renfle en un volumineux bourrelet emprisonnant l'épibiote. Ce bourrelet est continué par une tige robuste. A la vigueur de l'hypobiote, on peut juger de la profusion des principes nutritifs apportés par le greffon et de l'empressement du sujet à se les assimiler. Alimenté par un individu d'une autre espèce, recevant des hydrates de carbone très différents des siens propres, le sujet ne se départit pas de ses habitudes physiologiques. Il est plus facile d'obtenir expérimentalement quelques modifications morphologiques que d'ébranler la physiologie d'une espèce végétale.

On ne manquera pas d'objecter que la tige du Topinambour renfermant toujours, à côté de l'inuline, du saccharose et du sucre réducteur, il suffit, pour que l'hypobiote Soleil soit alimenté en hydrates de carbone, que les sucres filtrent à travers le bourrelet ; point n'est besoin de supposer que l'inuline est remaniée dans la tige du Soleil.

Il est évidemment nécessaire d'établir une différence entre l'inuline et les sucres en ce qui concerne leur solubilité et leur pouvoir de diffusion ; l'inuline n'en circule pas moins dans la tige et les stolons du Topinambour. Le Soleil serait tout autre s'il refusait de livrer passage à l'inuline. Que celle-ci soit arrêtée par le jeu des membranes, qu'elle passe au contraire et soit transformée (1), l'autonomie physiologique du sujet n'est pas moins évidente dans un cas que dans l'autre.

D'ailleurs, les satellites (2) de l'inuline, présents eux aussi dans l'épibiote, ne pénètrent pas davantage dans le sujet ; leur solubilité est cependant beaucoup plus grande que celle de l'inuline ; en particulier, la synanthrine, hydrolysable comme le sucre de canne par la sucrase de la levure, est à ce point soluble qu'on ne peut l'obtenir que par évaporation de ses solutions.

Il y a lieu d'ajouter que les sucres ne représentent qu'une faible partie de la réserve hydrocarbonée du Topinambour et suffiraient difficilement aux besoins de l'hypobiote.

On pourrait croire que l'inuline du greffon Topinambour, ayant pénétré dans le sujet Soleil, s'y transforme *progressivement*, c'est-à-dire que le bourrelet et sans doute aussi la tige de Soleil, sur une certaine longueur, renferment de l'inuline, de moins en moins à mesure qu'on s'éloigne de la soudure. Je m'attendais à ce qu'il en fût ainsi.

En réalité, voici ce que révèle l'étude minutieuse des bourrelets en fin de saison, lorsque la tige de Topinambour est saturée d'inuline.

Au début d'octobre, on a choisi, parmi les Soleils greffés en Topinambour, les plantes robustes présentant un bourrelet très volumineux. On a prélevé sur l'épibiote un fragment cylindrique de la tige au voisinage du bourrelet et la partie du greffon incluse dans l'hypobiote. On a pris d'autre part, sur le sujet, l'écorce très épaisse du bourrelet puis l'écorce et la moëlle de la tige. On a dosé les hydrates de carbone en suivant les méthodes que j'ai décrites (3).

---

(1) Que l'inuline puisse être transformée dans les cellules du Soleil annuel, cela ne fait aucun doute. De menus fragments de l'écorce du Soleil prélevés sur le bourrelet hydrolysent assez rapidement l'inuline et les autres lévulosanes de la tige de Topinambour.

(2) TANRET. (*Bull Soc. Chim.*, 3ᵉ série, t. 9, 1893, p. 622).

(3) H. COLIN. L'inuline chez les végétaux. (*Rev. gén. Bot.*, t. 31, 1919, p. 75).

Voici les données relatives à chaque analyse : α_1, α_2, désignent les déviations polarimétriques, r_1, r_2, r_3, les quantités de cuivre réduites par un volume donné de liqueur ; on a déterminé α et r, directement d'abord (α_1, r_1), puis après action de l'invertine (α_2, r_2) et enfin après action de l'acide chlorhydrique étendu (r_3).

A. Epibiote Topinambour

1° *Tige au voisinage du bourrelet.*

Poids frais : 21 gr. Volume de la liqueur après défécation : 38 cm³.

$\alpha_1 = -1°30'$ ($l = 2$, $t = 15°$) $\alpha_2 = -1°48'$ (2)
$r_1 = 8$ mmgr (sur 5 cm³) $r_2 = 10$ (2) $r_3 = 57$ (1)

2° *Extrémité incluse dans le bourrelet.*

P = 2 gr. V = 16 cm³

$\alpha_1 = -28'$ (2, 15°) $\alpha_2 = -44'$ (2)
r_1 = traces $r_2 = 10$ (2) $r_3 = 44$ (2)

On voit immédiatement que le suc est fortement *lévogyre* ; l'addition d'invertine entraîne un recul de la déviation polarimétrique et un accroissement du pouvoir réducteur ; la liqueur renferme donc du sucre de canne et vraisemblablement un peu de synanthrine car l'indice de réduction enzymolytique est légèrement supérieur à celui du saccharose ; la majeure partie de la réserve hydrocarbonée est constituée par un principe lévogyre, résistant à l'action de la sucrase, non réducteur, mais le devenant après hydrolyse par les acides : il s'agit de l'inuline.

B. Hypobiote Soleil

1° *Ecorce du bourrelet.*

P : 12 gr. V : 30 cm³

$\alpha_1 = +30'$ (2, 12°) $\alpha_2 = +6'$ (2, 12°)
$r_1 = 18$ (5) $2_2 = 20$ (2) $r_3 = 24$ (2)

2° *Ecorce au-dessous du bourrelet.*

P = 7 gr. V = 54 cm³

$\alpha_1 = +4'$ (2, 12°) $\alpha_2 = -14'$ (2, 12°)
$r_1 = 25$ (10) $r_2 = 29$ (5) $r_3 = 31$ (5)

3° *Moëlle.*

P = 7 gr. V = 27 cm³

$\alpha_1 = +6'$ (2, 12°) $\alpha_2 = -16'$ (2, 12°)
$r_1 = 10$ (2) $r_2 = 18$ (2) $r_3 = 19$ (2)

L'hypobiote ne renferme donc pas d'inuline ; le suc est *dextrogyre* ; les seuls hydrates de carbone en solution sont des sucres réducteurs et du saccharose.

Ces résultats se trouvent condensés dans le tableau suivant :

HYDRATES DE CARBONE DU BOURRELET

ORGANES ANALYSÉS	$[\alpha_1]$	HYDROCARBONES rapportés à 100 gr. d'organes frais		
		RÉDUCTEUR	SACCHAROSE	INULINE
Epibiote Topinambour				
Tige au-dessus du bourrelet.	— 24	0 gr. 15	0 gr. 31	4 gr. 75
Tige incluse dans le bourrelet.	— 20	traces	1 gr. 90	6 gr. 20
Hypobiote Soleil				
Écorce du bourrelet.	+ 10	0 gr. 45	0 gr. 78	0
Moëlle.	+ 11	0 gr. 96	0 gr. 75	0
Ecorce au-dessous du bourrelet.	+ 11	0 gr. 92	1 gr. 24	0

On remarquera la richesse de l'épibiote en hydrocarbones solubles faisant contraste avec la pauvreté du sujet, non pas que celui-ci soit sous-alimenté, ses proportions témoignent du contraire.

Il est également curieux de noter que les sucres réducteurs libres ne se rencontrent qu'en petite quantité dans le greffon ; dans le sujet, saccharose et sucre réducteur sont à peu près également représentés. C'est encore là un trait de la physionomie propre du Topinambour et du Soleil annuel à l'état autonome.

Mais le fait capital reste toujours la discontinuité chimique entre les deux symbiotes, consécutive à l'absence d'inuline dans les cellules de l'*Helianthus annuus*. Force est de conclure que l'inuline du Topinambour ne pénètre pas dans le Soleil annuel ou sinon qu'elle y est transformée.

C'est en vain qu'on tenterait d'assimiler ces faits aux phénomènes suivants observés par M. L. Daniel. Lorsqu'on greffe un Lys blanc sur lui-même, au bout de quelques semaines, l'épibiote se montre riche en amidon, l'hypobiote n'en contient pas (1). Voilà donc une substance qui ne se trouve que dans l'un des conjoints; cependant le greffon et le sujet sont pris sur le même individu.

L'argument est illusoire, car le Lys autonome n'est pas normalement dépourvu d'amidon comme l'*Helianthus annuus* l'est d'inuline. Suivant la quantité d'eau dont il dispose, le Lys blanc renferme de l'amidon et du glucose en proportions variables. Si, à la suite du greffage et en raison de la configuration du bourrelet, il y a pléthore d'eau dans le sujet et déficit dans l'épibiote, celui-ci lutte contre l'excès de pression intérieure en insolubilisant le glucose à l'état d'amidon.

Cultivé à l'humidité ou dans un terrain sec, riche ou pauvre en glucose, le Soleil fabriquera-t-il jamais de l'inuline? Lorsque l'eau fait défaut, il développe son système ligneux, c'est là sa manière propre de répondre à l'action du milieu.

Une simple différence d'hydratation de part et d'autre du bourrelet suffit à rendre compte de la présence ou de l'absence de l'amidon dans l'un des conjoints si, par ailleurs, l'un et l'autre à l'état autonome sont susceptibles d'élaborer de l'amidon. Il faut chercher d'autres raisons à l'absence de l'inuline dans le Soleil associé au Topinambour.

Nul ne s'étonne que des feuilles vertes normalement très pauvres en amidon — les feuilles de Blé, de Betterave sont dans ce cas — en soient abondamment pourvues après avoir séjourné sur des solutions sucrées; peut-on jamais dire qu'une cellule verte est incapable de fabriquer de l'amidon chlorophyllien? Qui ne connaît d'autre part l'exemple du Radis rose que l'on peut à discrétion enrichir en amidon en lui mesurant l'eau avec parcimonie ou en le cultivant, comme l'a fait M. Molliard, sur des solutions nutritives suffisamment concentrées? Ce sont là questions de plus ou de moins qui ne mettent pas en cause le chimisme de l'espèce. Mais qu'une plante supérieure cesse d'élaborer un produit ou en fabrique un nouveau, que la tige du Soleil annuel se remplisse d'inuline, que le tubercule du Topinambour condense les sucres à l'état d'amidon, voilà qui équivaudrait à une modification du chimisme spécifique. Rien ne permet d’affirmer qu’un tel résultat puisse être obtenu sous la seule influence du milieu.

---

(1) L. Daniel, *Bull. des Recherches et Inventions*, juin 1921, p. 365.

Le greffage est certainement la plus originale et la plus efficace de toutes les actions de milieu : par là il est possible, en effet, de priver un individu de son appareil absorbant ou de son appareil assimilateur pour le forcer à s’en remettre aux libéralités de son associé. Il en résulte nécessairement de très importantes variations qui justifient le soin que l’on met, dans la pratique, à choisir greffon et porte-greffe. Suivant que les deux symbiotes auront des exigences à peu près semblables ou très diverses, l’adaptation se fera aisément ou avec peine. Il n’est pas indifférent qu’un fruit reçoive plus ou moins d’eau, de sels, d’acides, de sucres, etc. : la maturation s’effectuant dans certaines conditions ou dans d’autres, tel produit dont dépend la valeur du fruit peut abonder ou se montrer déficitaire. Mais c’est ici encore une question de plus ou de moins suivant les circonstances.

Un principe qui n’existe jamais dans une plante autonome, dans quelque milieu qu’on la cultive, peut-il s’y rencontrer à la suite d’un greffage ? Tel est le problème.

Il suffit d’ailleurs qu’une réaction normale de la plante soit favorisée ou contrariée dans la vie symbiotique pour qu’apparaisse toute la portée des conséquences pratiques du greffage.

La greffe Soleil-Topinambour vient s’ajouter à d’autres exemples où l’on voit une substance d’ailleurs soluble et dialysable se confiner obstinément dans l’un des conjoints. Je fais allusion au principe sulfuré de l’alliaire qui ne passe pas dans le Chou (1), surtout au glucoside cyanhydrique du *Phaseolus lunatus* qu’on ne trouve jamais dans le *Phaseolus vulgaris*, de quelque façon que l’on associe ces deux plantes (2). On objecterait en vain, avec M. Daniel (3), que le glucoside étant normalement localisé dans le liber, toute interruption du tissu libérien consécutive au greffage doit suspendre sa migration ; il faudrait prouver qu’aucun des principes contenus dans le liber du Haricot de Java ne passait dans l’hypobiote, Haricot de Soissons, à moins d’affirmer que le greffon n’alimentait pas le sujet ; mais alors comment celui-ci enté très jeune et privé de feuilles et de bourgeons a-t-il pu se développer?

---

(1) E. Griffon. IVe Conférence internationale de génétique. Paris 1911, p. 183.

(2) L. Guignard. Influence réciproque du sujet et du greffon. Plantes à acide cyanhydrique. (*Revue de viticulture*, 1908).

(3) L. Daniel. (*Loc. cit.* p. 368).

Je n'invoque pas à dessein les résultats obtenus sur les plantes à alcaloïdes. Les principes alcaloïdiques tels qu'on les rencontre généralement chez les végétaux, en combinaison avec les acides organiques ou les tannins, sont solubles et dialysables : on ne peut donc *a priori* leur refuser le pouvoir de diffuser à travers le bourrelet et si, comme on le pense généralement, ces substances représentent des matériaux de déchet qui ne sont jamais repris par les plantes mêmes qui les ont élaborés, comment une espèce qui n'en possède pas normalement pourrait-elle les faire disparaître en se les assimilant? Un plant de Tomate à qui l'on injecterait du suc de Belladone, réussirait-il à se défaire de l'atropine?

Les glucosides, au contraire, sont des substances de réserve; M. Guignard n'a pas manqué de faire valoir cette considération. Il est inutile d'observer que les hydrates de carbone jouent un rôle plus considérable encore dans la nutrition de la plante.

Il faut également laisser de côté, dans une discussion comme celle-ci, les faits observés dans le greffage des plantes à essences, à feuilles ou à fruits colorés. On ne peut s'étonner qu'une huile essentielle, insoluble dans l'eau, non dialysable, produit d'excrétion par surcroît, emprisonnée dans des cellules ou des poches sécrétrices, reste confinée dans le symbiote qui l'a élaborée. De même, il serait surprenant que l'anthocyane localisée dans les feuilles ou les fruits d'un des conjoints émigràt dans l'autre. Des expériences de ce genre ne seraient probantes que si la greffe mettait en contact immédiat les tissus à anthocyane de l'un des symbiotes avec les tissus incolores ou diversement colorés de l'autre associé.

La greffe ne peut apporter de résultats décisifs dans cette question de la physiologie de chaque espèce que si la substance dont on étudie la migration est soluble et dialysable, présente dans l'un seulement des symbiotes et dans la région même où s'effectuera la soudure; plus la substance aura d'importance dans la nutrition générale, plus il sera intéressant de voir de quelle façon le symbiote qui ne la possède pas réagira par le jeu de ses membranes, par ses ferments, par toute sa vie propre, pour l'éliminer ou pour se l'assimiler.

(A suivre)

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES POILS DE LA FLEUR ET DU FRUIT D'*ERIODENDRON ANFRACTUOSUM* DC.

par M. Andreas SPRECHER

(suite et fin)

Pour le calcul du volume du poil, la cellule a été considérée comme un cylindre, ce qui n'est pas tout à fait exact, car le poil a le sommet légèrement pointu ; autrement il est partout d'une épaisseur égale. Il est donc possible de ne pas tenir compte de cette légère exagération du chiffre du volume. Elle n'influera pas de façon sensible sur la relation $\frac{N}{C}$, c'est-à-dire le rapport entre le volume du noyau et le volume de la cellule moins le volume du noyau, et cela d'autant moins que l'exagération des volumes sera corrigée du fait que tous les organes mesurés ont subi dans le fixateur une certaine diminution.

Le volume des noyaux a été calculé comme sphère ou comme ellipsoïde de rotation. Je n'ai pas tenu compte des noyaux dont la forme s'éloignait de l'ellipsoïde, c'est-à-dire dont les extrémités étaient plus pointues, telles qu'on les voit chez les poils vieillissants.

Ce qui frappe en premier lieu dans cette tabelle, c'est la croissance intensive du volume des cellules. Si une cellule épidermique de l'endocarpe à l'état de repos, présente un contenu d'environ 3 200 μ^3, le poil approchant de la mort a plus de 2 000 000 μ^3 de volume, c'est-à-dire environ 600 fois davantage.

Le noyau cellulaire augmente aussi avec la croissance de la cellule, mais pas dans les mêmes proportions. Dans le même laps de temps, il n'a augmenté que 40 fois sa grandeur initiale. C'est la raison pour laquelle la relation $\frac{N}{C}$ commence à un moment donné à diminuer régulièrement. Cette relation comporte 0,021 dans les cellules initiales de l'endocarpe. Dans les cellules mesurées à leur premier stade de développement elle est de 0,026, et augmente encore beaucoup dans les poils dessinés sur la fig. 14 a, où elle est de 0,069. C'est à ce stade que le noyau est le plus grand par rapport à la cellule.

Nous pouvons discerner nettement, pendant le développement du poil de kapok, les quatre stades principaux de la cytomorphose tels que Minot (1) les distingue. Ce serait l'état embryonnaire où la relation entre le noyau et le cytoplasme est la plus grande. Dès ce moment, le rapport $\frac{N}{C}$ est en diminution constante, et nous avons là le stade de différenciation, c'est-à-dire la période où le cytoplasme (ou dans mes calculs, la cellule tout entière), augmente davantage que le noyau.

Dans les poils du fruit de 11 cm. de long et de 3,3 cm. de large, le rapport $\frac{N}{C}$ n'est plus que de 0,0013 ; la cellule est entrée dans le troisième stade : la période de transformation du cytoplasme et du noyau, c'est-à-dire dans la période de dégénérescence.

Hartmann (2) a rencontré chez *Ceratium* des rapports noyau-plasme de 0,0607 à 0,1142, suivant la température de l'eau où séjournaient les organismes. Ce sont des rapports beaucoup plus élevés que je n'en ai trouvés, mais chez *Ceratium* nous avons des organismes qui peuvent encore se multiplier tandis que les poils d'*Eriodendron* ne se divisent plus.

Joergensen (3) a constaté, en mesurant chez *Patella* des œufs et leur noyau pendant le développement, que le plasme croît plus rapidement que le noyau. Si au commencement du développement, le plasme était deux fois plus volumineux que le noyau, il était à la fin 12 fois plus gros que celui-ci. Jörgensen ajoute que la tension du début entre le noyau et le plasme ne se maintient pas durant la croissance de l'œuf, et que malgré cela l'œuf se développe.

---

(1) MINOT, C. S. — Moderne Probleme der Biologie. Jena, 1913.

(2) HARTMANN, O. — Ueber das Verhältnis v. Zellkern u. Zellplasma bei Ceratium u. seine Bedeutung für Variation Periodizitat. Arch. für Zellforsch., **14**, 373-406, 1917.

(3) JOERGENSEN, M. — Zellenstudien. Arch. für Zellforsch. **10**,1-201, 20 Taf., 1913.

Chez les poils carpellaires d'*Eriodendron*, le rapport entre le noyau et la cellule, que nous avons pu constater au début du développement du poil, et qui prouve probablement qu'à ce moment la cellule a reçu une impulsion pour une intense croissance en longueur, diminue comme chez l'œuf de *Patella*. Malgré cela, la cellule s'allonge sans cesse. Il ne nous faut pourtant pas perdre de vue que nous n'avons pas affaire ici à une augmentation du plasme, comme chez l'œuf de *Patella*, mais bien plutôt à une tension de la membrane cellulaire, et à un dépôt de cellulose sur cette membrane. Il me paraît que le noyau et le plasme jouent ici un rôle secondaire.

Les matières pour cette synthèse de la cellulose dans les poils viennent des cellules parenchymateuses de l'endocarpe : elles sont riches en substances nutritives, et spécialement en amidon. Les ponctuations à la base du poil, et le fait que la membrane cellulaire à cet endroit reste cellulosique jusqu'à un stade avancé, alors que tout le reste de la membrane est devenu ligneux, font penser que le poil — chose importante pour lui — reste en relation jusqu'à la mort avec les cellules sous-jacentes.

A l'approche de la maturation, le protoplasme se vacuolise et le noyau perd la faculté d'absorber la couleur. Il n'y a jamais plus d'un nucléole par noyau. Le rapport entre le nucléole et le noyau $\frac{Nu}{C}$ reste pendant longtemps à peu près le même. Il est égal environ au rapport $\frac{N}{C}$ au commencement du développement du poil. C'est seulement à un stade avancé qu'il devient un peu plus grand. Cet agrandissement des dimensions me semble être la suite d'une vacuolisation du nucléole et non pas d'une augmentation de sa substance. Dans les poils touchant à la maturité, les noyaux possèdent des nucléoles aussi grands qu'étaient les noyaux eux-mêmes au premier stade de l'allongement des poils.

Le noyau ne paraît jouer un rôle important qu'au début de la croissance du poil, au moment où la relation $\frac{N}{C}$ est la plus élevée. On ne peut pas conclure de la position du noyau en faveur d'une fonction plutôt que d'une autre. La fig. 15, par exemple, le démontre.

Nous y voyons trois cellules de même âge. Dans l'une, le noyau se trouve dans la moitié inférieure, dans la deuxième au milieu, et dans la troisième il est dans la moitié supérieure.

Il existe certainement une corrélation entre la taille de la cellule et celle du noyau, mais elle diminue avec le développement du poil.

Une centaine de mensurations de poils ont été faites dans un fruit long de 5,5 cm. et épais de 1,8 cm., et le volume de la cellule et du noyau calculés séparément.

TABELLE DE CORRÉLATION ENTRE LE VOLUME DES CELLULES ET CELUI DE LEUR NOYAU CHEZ LES POILS DE KAPOK D'UNE MÊME CAPSULE.

Série x : Volume des noyaux en μ	1	9	17	19	15	16	7	11	5	TOTAL 100
2900						2			2	4
2600										
2300					4	2	1			7
2000			3	2	1	2	2	5	2	17
1700		2	2	8	3	4	4	5	1	29
1400		4	5	1	2	2		1		15
1100		2	2	4	4	3				15
800			5		1					6
500	1	1		4		1				7
	1	20	40	60	80	100	120	140	160	100

Série y : Volume des cellules en mille μ

Le coefficient de corrélation, calculé selon la formule de Johannsen (1) est égal à + 0,4 ; son erreur moyenne, calculée d'après la formule de Pearson et Filon (2) est égale à ± 0,084.

La corrélation positive est donc certaine puisque le coefficient atteint presque cinq fois son erreur moyenne.

A l'approche de la maturation, lorsque le fruit change de couleur et devient gris-brun, le cytoplasme des poils se vacuolise fortement, le noyau s'étire en fuseau et petit à petit, cytoplasme et noyau sont resorbés. Les cellules s'allongent encore énormément et finissent par mourir. C'est le quatrième stade de la cytomorphose : la mort. Les poils se remplissent d'air et se détachent de l'endocarpe par paquets.

---

(1) JOHANNSEN, W. — Elemente der exakten Erblichkeitslehre, p. 256-260, Jena, 1909.

(2) PEARSON et FILON, cités par JOHANNSEN.

Si le temps est favorable, c'est-à-dire beau et sec, les carpelles s'ouvrent du côté du pédoncule (1) et si le fruit n'est pas récolté à ce moment, le kapok sort de l'enveloppe carpellaire. Les poils s'allongent encore beaucoup à l'air, c'est-à-dire que la membrane repliée en tire-bouchon dans le fruit se détend. Un poil qui, peu avant, n'avait qu'une longueur de 5 mm., mesure maintenant 20,30 et jusqu'à 40 mm. Le diamètre reste toujours à peu près le même c'est-à-dire 25-30 μ. Le volume varie entre 0,01 et 0,02 mm^3. Comment Lincke (2) a-t-il pu trouver le chiffre 0,011061 cm.^{3} ? Cela m'est incompréhensible ; au lieu de cm^3. on doit sans doute lire mm^3. La paroi est mince et faiblement lignifiée. Elle a 1-2 μ d'épaisseur ce qui fait qu'elle est en moyenne 9-10 fois plus petite que le diamètre du lumen.

A la base du poil il y a des épaississements réticulés qui peuvent s'étendre sur une plus ou moins grande longueur. Wiesner (3) les a mentionnés pour la première fois, mais le dessin qu'il en donne n'est pas tout à fait juste. La base n'est pas élargie comme il l'indique, il a probablement dessiné un poil cassé, dépourvu de sa base.

Les parois gardent quelque chose de leur nature élastique et fonctionnent comme des ressorts, ce que leur aspect en tire-bouchons faisait prévoir. Sur ce caractère repose l'utilisation du kapok comme matière de rembourrage. Chaque poil fonctionne en outre comme chambre à air, ce qui vaut au kapok sa légèreté, son imperméabilité au froid et à l'eau et sa flottabilité.

Avant que les poils n'apparaissent sur l'épiderme interne de l'ovaire, les stomates y sont déjà formés. Ils sont d'un type un peu plus simple que ceux de l'épiderme externe du fruit, ou ceux du calice et de la corolle (fig. 19). Ils sont aussi moins nombreux, je n'en ai pu compter que 5 par mm^2. L'anneau cuticulaire intérieur de l'ostiole n'est que faiblement indiqué, comme dans le type *Iris*. Le bord extérieur de l'ostiole (le bec en coupe transversale) est déjà cutinisé à l'état jeune. Les cellules de fermeture fortement recourbées, sont petites et contiennent de l'amidon.

---

(1) La figure que Greshoff (loc. cit.) donne du fruit d'*Eriodendron* sur la planche 42 n'est pas juste. La capsule ne s'ouvre pas au sommet mais à la base.

(2) Lincke, A. — Ueber kapok. Dissert. d. sächs. techn. Hochschule, Dresden, 1912.

(3) Wiesner, J. Mikroskopische Untersuchungen. Stuttgart, 1892.

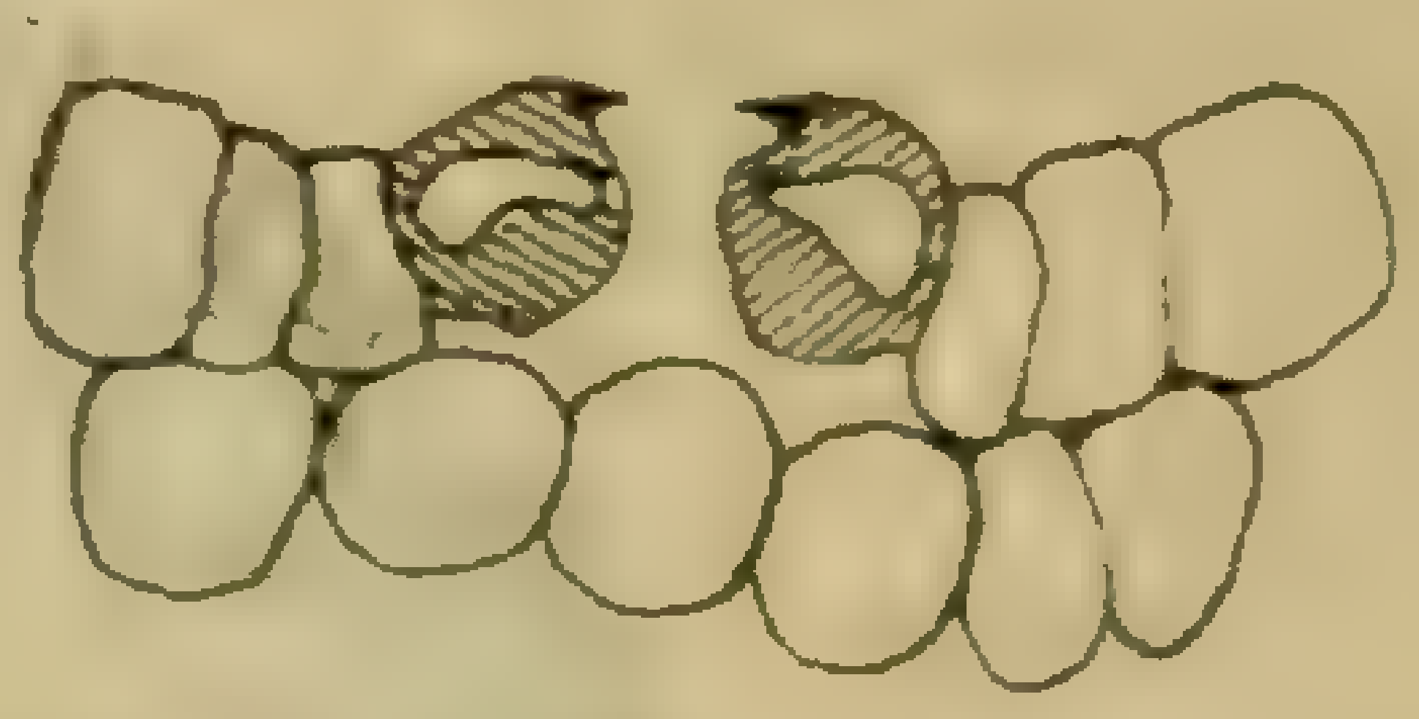


Fig. 19. — Section transversale d'un stomate à l'intérieur de la capsule (grossissement 400).

Grâce à la position recourbée des cellules stomatiques, le plus grand diamètre de l'ostiole, comme du reste de la stomate entière, se trouve placé en travers. Cette disposition rappelle beaucoup celle des stomates aquifères (fig. 20).

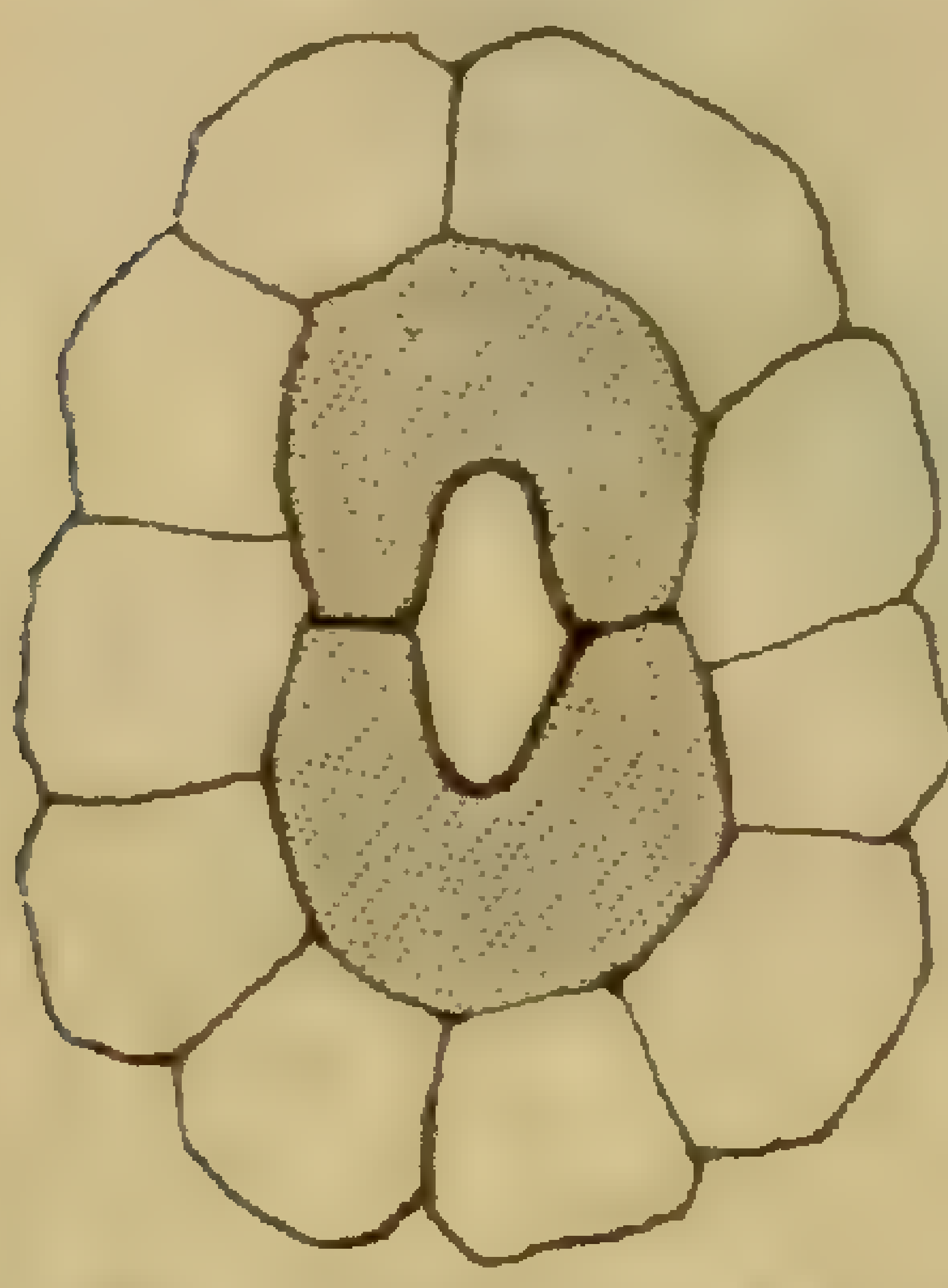


Fig. 20. — Stomate à l'intérieur de la capsule, vu de face (grossissement 400).

On rencontre aussi chez d'autres plantes des stomates à l'intérieur des fruits, par exemple chez des Renonculacées et des Papaveracées. Chez *Papaver* ils sont de forme très simple et, malgré l'atmosphère certes assez humide à l'intérieur de la capsule, enfoncés un peu dans l'épiderme, ce qui n'est pas le cas chez *Eriodendron* ; ici ils dépassent légèrement la surface.

Ces stomates internes jouent sans doute un rôle utile dans la vie des poils de kapok, soit qu'ils servent à règler l'humidité dans les loges de la capsule, soit qu'ils recueillent le CO_2 libéré par la respiration des poils, et qu'ils le conduisent au couches assimilatrices du péricarpe.

Il me faut mentionner encore des corps cristallins enfermés dans certaines cellules, et que l'on peut rencontrer dans toutes les parties de la fleur et du fruit, et plus particulièrement dans les cellules épidermiques, d'où ils pénètrent dans les cellules sous-jaceentes. Parfois on ne les trouve que dans le mésophylle. Il me paraît certain que ces corps observés par moi chez *Eriodendron* ont déjà été constatés par Kuntze (1), il y a 30 ans, chez *Goethea coccinea*. Cet auteur

---

(1) KUNTZE, G. — Beitrage zur vergleichenden Anatomie d. Malvaceen. Bot. Centrabl., 1891, 1,327.

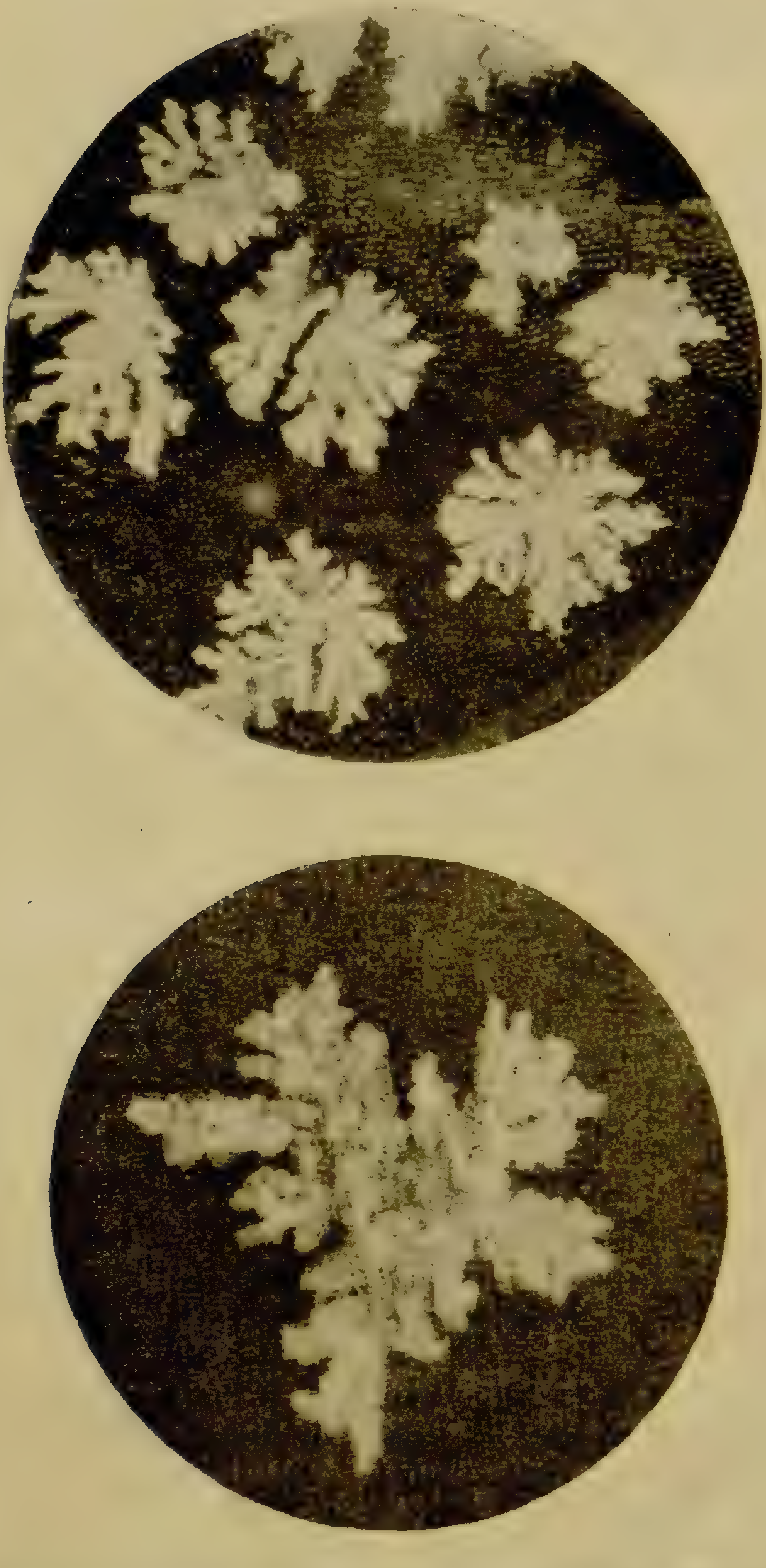


Fig. 21. Groupes de cristaux dans les cellules épidermiques du calice jeune, vus de face (a, grossissement 70 ; b, grossissement 150).

écrit : « On voit dispersées dans l'épiderme de la face supérieure de la feuille, plus rarement dans celui de la face inférieure, des agglomérations de cellules contenant des faisceaux de cristaux semblables à des raphides ou à des aiguilles. Ils peuvent aussi être recourbés le long des parois ou en forme de boucles. A certains endroits de la feuille ils sont très nombreux, dans toutes les cellules, à d'autres il n'y en a point du tout. Ils sont visibles surtout de face où ils se présentent en masse serrée, mais après les avoir observés de face, il est facile de les voir aussi sur une section transversale dans l'intérieur des cellules épidermiques. »

Kuntze a pris ces formations tout d'abord pour des cristalloïdes d'albumine ; il dut cependant bientôt se convaincre qu'elles ne présentaient aucune réaction d'albumine. Il dit qu'elles ne se font remarquer que par des caractères négatifs.

Voici ce que j'ai observé :

De fines formations en aiguilles partent sur la face extérieure du calice d'un point donné, par exemple d'un stomate, et deviennent finalement des rosettes étendues et compliquées (fig. 21). Elles pénètrent très souvent dans les couches sous l'épiderme et conservent

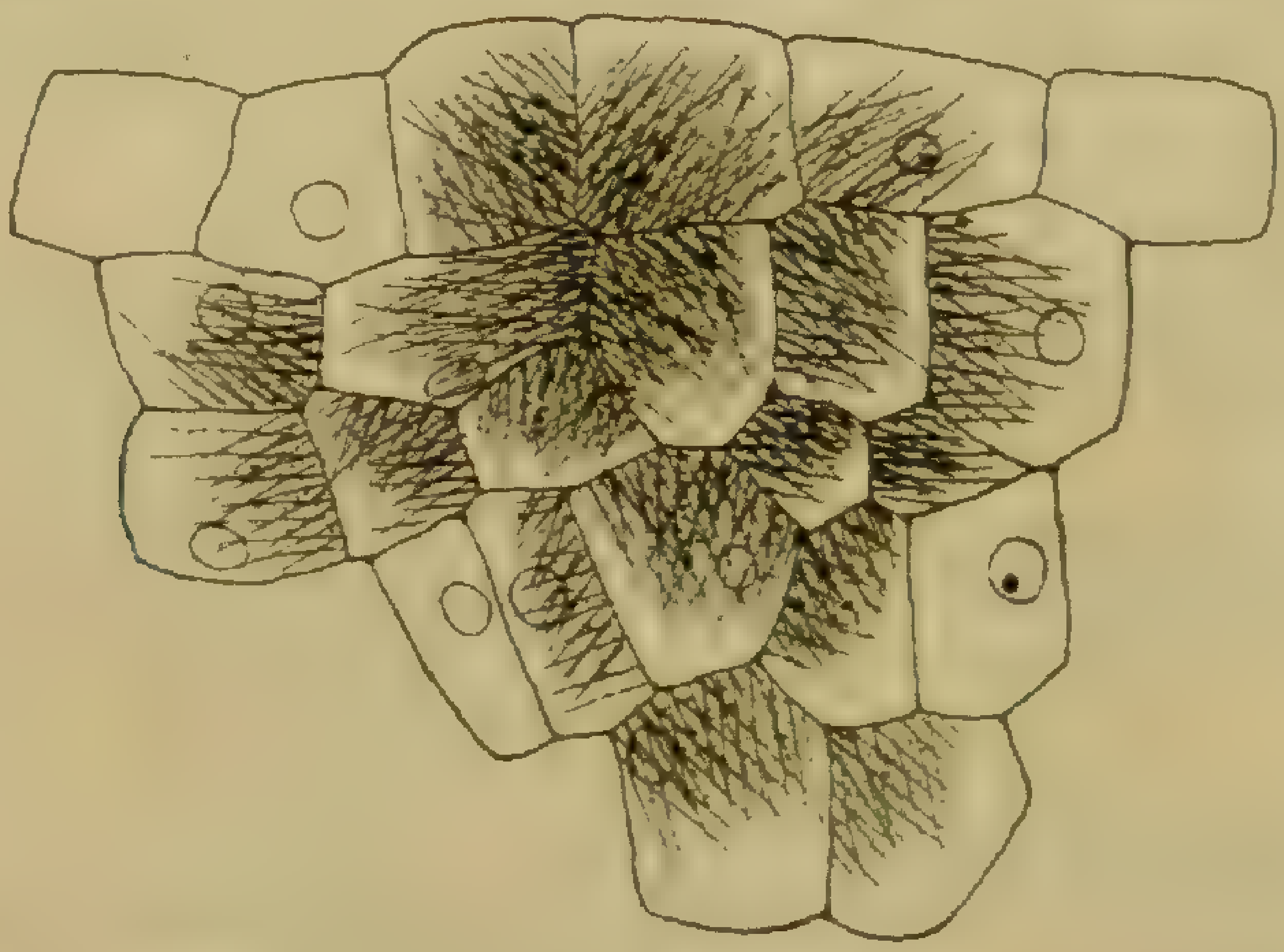


Fig. 22. — Section transversale dans le calice d'une jeune fleur, montrant les formations cristallines rayonnant en profondeur (grossissement 480).

là aussi leur disposition rayonnante (fig. 22). Dans les pétales, elles se trouvent davantage dans le mésophylle près des canaux à mucilage.

Dans l'anneau staminifère je n'en ai vu que peu sur la face intérieure touchant l'ovaire. Celui-ci montre dans l'épiderme et dans les couches sous-jacentes, parfois aussi à l'intérieur, de nombreuses formations en aiguilles. J'en ai remarqué également sur les feuilles d'une jeune plante d'*Eriodendron* cultivée en serre et ce que j'ai observé correspond entièrement à ce que Kuntze a vu.

Je n'ai pas été plus heureux que cet auteur dans l'analyse de ces cristaux. Ils sont

insolubles :	faiblement solubles :	solubles :
dans HCl dilué,	dans HCl concentré.	dans KOH à 12 °/₀,
» $H^2 SO^4$ » et conc,		» $NaOH$ à 12 °/₀,
» $H\,NO^3$,		» $H\,NO_3$ concentré,
» $CH^3\,COOH$ dilué et conc.,		» l'eau de Javel,
» l'éther,		» l'acide chromique.
» l'alcool, le xylol,		
» le chloroforme,		
» la benzine, l'acétone,		
» l'hydrate de chloral, etc.		

Ils ont une couleur gris-jaune qu'ils conservent malgré l'emploi de n'importe quel colorant. Ce ne sont pas des corps albuminoïdes, puisqu'on n'obtient aucune coloration avec le réactif de Millon. Ce n'est ni une cire, ni une résine, puisqu'ils ne se colorent pas davantage avec le soudan qu'avec l'acétate de cuivre. Sous le microscope polarisant ils s'éclairent faiblement entre les nicols croisés.

Je me suis demandé si cela pouvait être des précipités artificiels provoqués par le fixatif (mélange de Juel), car je ne les avais pas tout d'abord trouvés dans le matériel fixé à la solution Mann. Mais ce matériel était resté plus d'un mois en voyage, enfermé dans des boites en fer-blanc remplies de vapeurs d'alcool, et les objets étaient complètement noircis, le tannin ayant formé avec le fer des boîtes une encre quelconque. Cependant tout à l'intérieur des objets, p. ex. dans l'ovaire encore enveloppé, j'ai découvert ces mêmes cristaux.

Le fait d'avoir trouvé des cristaux également dans du matériel séché m'a confirmé dans mon opinion qu'il ne pouvait s'agir ici de précipités artificiels. Avant tout j'ai pu constater, comme je l'ai remarqué plus haut, que les mêmes cristallisations se forment sur des plantules de plusieurs mois élevées en serre chaude.

D'après tout ce qui précède il est difficile, ou même impossible, de dire quoi que ce soit de définitif sur la nature de ces cristaux.

Ce qui me paraît le plus probable, c'est que nous avons ici des dérivés compliqués de tannin, qui peuvent du reste rentrer dans la circulation de la plante. Dans le péricarpe du fruit plus ou moins mûr, ces formations cristallines sont réduites. Nous les trouvons encore en relation avec les stomates. Dans l'épiderme et dans les couches sous-jacentes, il s'est formé des groupes d'éléments mécaniques, entre lesquels se trouvent des stomates. Ceux-ci sont en communication avec l'intérieur du péricarpe par des cellules à parois cellulosiques non épaissies et là, ainsi que dans la chambre sous-stomatique on rencontre encore de ces cristaux.

Les éléments épaissis sont d'une nature un peu différente dans l'épiderme et au-dessous (fig. 23). Avec le réactif genévois (rouge congo et chrysoïdine), les derniers se colorent en jaune paille, tandis que les premiers sont plus bruns. Avec le chlorure de zinc iodé nous avons à peu près les mêmes nuances. La phloroglucine ne colore que la base des éléments épidermiques et les cellules mécaniques sous-jacentes en rouge cerise, tandis que le reste de l'épiderme reste incolore. Nous avons donc ici une distinction nette à faire entre des éléments épidermiques plus ou moins subérifiés et d'autres cellules du système de renforcement à membranes bien lignifiées.

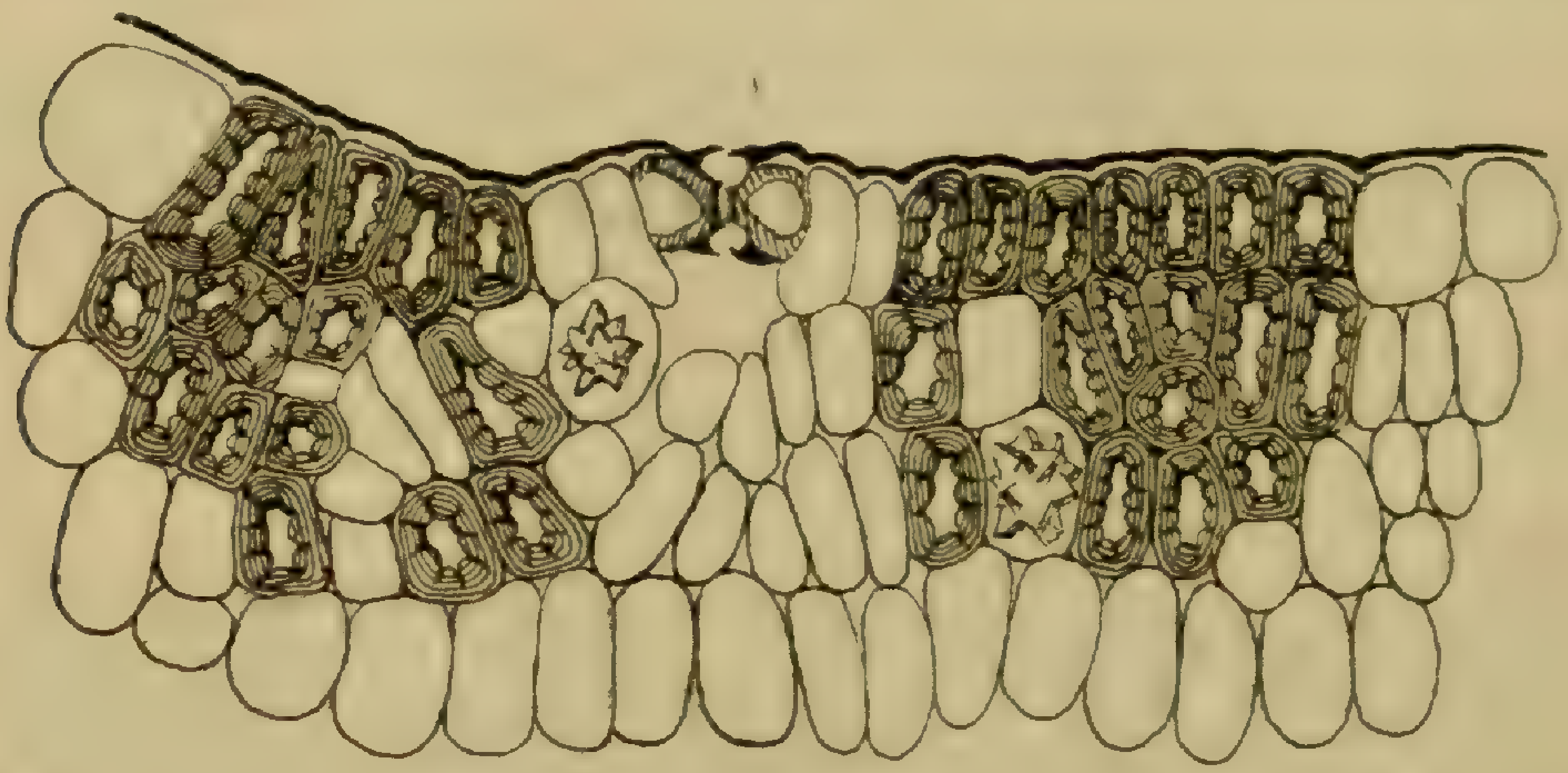


Fig. 23. — Section transversale à travers les couches extérieures du péricarpe, en dessous groupes de cellules sclérifiées formant cordon tout le long du fruit (grossissement 300).

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
Ire Partie : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

L'organisation de ces plantes les rapproche des *Psilotales (Psilotum Tmesipteris)*; la structure de leur rhizome peut être comparée à celle du rhizome des *Psilotacées,* la structure de leurs axes aériens à celle de la tige des *Lycopodium,* mais les éléments du bois et du liber semblent moins différenciés chez les *Asteroxylon.* Certaines fougères anciennes, parmi les *Zygoptéridées,* les *Asterochlæna,* les *Asteropteris* ont aussi une étoile ligneuse; MM. Kidston et Lang n'insistent pas sur ce point. De plus, sans admettre dans tous ses détails la théorie de Lignier sur l'évolution du règne végétal, ils constatent que les faits révélés par l'étude de l'*Asteroxylon Mackiei* sont d'accord avec son hypothèse d'une progression divergente, à partir des plantes terrestres primitives, d'un côté vers les *Lycopodiales* et de l'autre vers les *Filicales.*

Le genre *Asteroxylon* est placé près du genre *Psilophyton* (*Ps. princeps* Dawson), dans la famille des *Asteroxylacées,* parmi les *Psilophytales.* Les *Asteroxylacées* se distinguent de la famille des *Rhyniacées* par leur structure plus complexe et par la présence de feuilles.

En résumé, le groupe inférieur de *Cryptogames vasculaires,* établi par MM. Kidston et Lang est extrêmement intéressant pour le paléobotaniste et pour le botaniste qui s'occupe de l'origine des plantes terrestres. Les plus simples de ces *Psilophytales*, les *Rhyniacées*, permettent d'établir une comparaison entre des plantes vasculaires primitives et les thalles de certaines Algues supérieures, au point de vue de la situation et de la forme des sporanges, comme au point de vue plus général de l'origine du sporophyte.

Les sporanges du genre *Hornea (Rhyniacées)*, munis d'une columelle ne laissent pas de rappeler ceux de certaines *Hépatiques (Anthoceros)* ou des Mousses ; M. Halle a de même souligné des traits de ressemblance entre les *Sporogonites* du Dévonien inférieur de Roeragen (Norvège) et les sporogones des *Bryophytes*. Le fait que ces plantes anciennes, de structure simple, se laissent comparer aux Bryophytes n'est certes pas à négliger.

Mais c'est avec les *Psilotales* actuelles que les *Rhyniacées*, comme aussi les *Asteroxylacées*, ont en commun le plus de traits d'organisation. La forme, la structure des rhizomes sont tout à faits comparables, et la région souterraine des *Psilotacées* actuelles a conservé d'une façon remarquable l'organisation et la structure des *Psilophytales* anciennes : leur rhizome sans racine, mais muni de rhizoïdes (*Rhyniacées*), la structure simple du rhizome, la structure plus complexe des rameaux aériens (*Asteroxylacées*).

La stèle étoilée des axes *aériens* de l'*Asteroxylon Mackiei* ressemble à celle de certains *Lycopodium* ; avec les *Zygoptéridées (Asterochlaena, Asteropteris)* la parenté est plus lointaine, selon MM. Kidston et Lang.

Les *Asteroxylacées*, de structure plus complexe, d'organisation plus élevée que les *Rhyniacées*, offrent à l'état pour ainsi dire latent « généralisé », des caractères qui se sont précisés, des traits qui se sont accentués dans divers sens et que nous retrouvons chez les *Lycopodinées* actuelles, chez les *Psilotales*, et chez les *Filicinées*.

Les *Primofilicées*, telles que les définit Lignier, sont caractérisées par ce fait que le *mériphyte* (1), c'est-à-dire le système libéro-ligneux foliaire, commence à se spécialiser. Elles ont dû, d'après lui, se différencier à peine des *Prolycopodinées* leurs ancêtres. Dans ce type les cauloïdes aériens ont été *dressés*, assez régulièrement *dichotomes* et nulle part *cladodifiés* (c'est-à-dire toujours dépourvus de folioles à nervures dichotomes). L'appareil sporulateur a dû, selon lui, être représenté par des sporanges *bivalvaires*, à déhiscence *longitudinale* et *dressés à l'extrémité* de cauloïdes terminaux, tels en un mot qu'on les a décrits chez les *Psilophyton* (1).

---

(1) O. Lignier : Ce qu'il faut entendre par le mériphyte. (*Bull. Soc. Bot. France*, LVIII, 4e sér., XI, pp. 7-9, 1911).

Il est important de constater que plusieurs des caractères, prêtés à ces *Prolycopodinées*, se trouvent fixés dans les plantes que MM. Kidston et Lang nous ont fait connaître sous le nom d'*Asteroxylon*. Tandis qu'on pouvait reprocher à Dawson, dans la reconstitution du *Psilophyton princeps*, d'avoir fait sa part à l'imagination, la reconstitution de l'*Asteroxylon*, basée sur l'étude de la structure intime, ne donne pas lieu aux mêmes critiques. L'organisation de ces *Asteroxylon* cadre toutefois dans ses grandes lignes avec celle du *Psilophyton princeps* et leur découverte est un sérieux appoint en faveur de la théorie de Lignier.

2) DÉVONIEN SUPÉRIEUR ET PERMO-CARBONIFÈRE.

Nous allons successivement passer en revue les principales découvertes qui intéressent les *Ptéridophytes* (*Equisetales*, *Sphenophyllales*, *Lycopodiales* et *Filicales*) pour passer ensuite aux Gymnospermes (*Cycadofilicales* et *Ptéridospermées*, *Cordaitales*).

a) Equisetales

M. Jongmans soit seul (2), soit en collaboration avec M. Kidston (3), a publié plusieurs mémoires sur les *Equisetales* carbonifères de l'Ouest de l'Europe ; ce sont des études critiques de descriptive et de systématique. L'auteur divise les *Equisetales* en *Equisétacées*, *Protocalamariacées* (*Asterocalamites*) et *Calamariacées*.

Protocalamariacées. — M. A. Renier (4) a décrit une nouvelle espèce d'*Asterocalamites* dans l'assise de Chokier (H_{1a}) à Warnant, dans la région de Dinant (Belgique). La régularité des cicatrices raméales est remarquable.

---

(1) O. LIGNIER : Le *Stauropteris oldhamia* Binney et les Cœnoptéridées à la lumière de la théorie du mériphyte. (*Mém. Soc. bot. France*, N° 24, p. 23, 1912).

(2) W. JONGMANS : Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen West-Europas mit besonderer Berücksichtigung der in der Niederlanden und den benachbarten Ländern gefundenen oder noch zwerwartenden Arten. I : Thallophyta, Equisetales, Sphenophyllales. (*Mededeel. Rijksapsporing van Delfstoffen*. 3. Kommissionverlag von Graz u. Gerlach, Freiburg ; 482 pp., 390 Textfig., 1911).

(3) R. KIDSTON and W. J. JONGMANS : Flora of the Netherlands and adjacent region. I. A monograph of the Calamites of Western Europ. (Text, part I, 1917 158 pl., in 4°, 1915).

(4) A. RENIER (*Ann. Soc. géol. Belgique, Mém.* in-4°, vol II, pp. 31-34, pl. VI, fig. 2 et 3, 1910).

Dans le *Culm supérieur* de la Basse-Loire, E. Bureau (1) a distingué, sous le nom de *Bornia pachystachya* n. sp., des épis larges, trapus, constitués uniquement de sporangiophores.

Calamariacées. — On sait que leur mode de vie a fait l'objet de patientes recherches de la part de Grand'Eury (2). Ce savant a pu reconstituer les forêts de *Calamites* ; les tiges verticales naissaient des rhizomes et traversaient les alluvions qui tendaient à les recouvrir et des racines étagées soutenaient les tiges au fur et à mesure de leur progression vers le haut.

Tiges. — La croissance des entrenœuds de *Calamites* a été examinée par M. Horwood (3), par M. Percy Groom (4). M. Horwood a noté que l'accroissement graduel en longueur des entrenœuds successifs, à partir des moins élevés, peut être comparé à celui des *Equisetum*. Aucune explication satisfaisante de la succession régulière des entrenœuds des tiges de *Calamites* n'a été jusqu'ici donnée. Harwood croit que les entrenœuds courts semblent avoir eu pour rôle de donner à la tige plus de solidité, pour soutenir les branches qui sortent au-dessus des courts entrenœuds ou dans leur voisinage. Mais cette explication ne peut être adoptée, de l'avis de M. Percy Groom. On trouve chez les bambous et chez certaines Dicotylédones, de semblables alternances régulières et dans ces cas la position des rameaux n'est pas forcément en relation immédiate avec les courts entrenœuds. M. Percy Groom est d'avis que la réponse au problème posé est à chercher chez les Angiospermes actuelles, où chaque cycle rythmé, régulier d'entrenœuds, correspond pour la tige à un accroissement en longueur durant la saison de croissance.

---

(1) E. Bureau : Les fructifications du genre Bornia (*Bull. Soc. Sc. nat. Ouest*, 3e sér., III, pp. 111-124, pl. V, 1913). Flores fossiles. Basse-Loire (*Études des Gites minéraux*, 1914, pp. 240-243; pl. LXV, fig. 1-2 ; pl. LXVI, fig. 1 5 ; pl. LXVII, fig. 1-6).

(2) Grand'Eury *op. cit. Recherches géobotaniques*... I. pp. 1-25, 1912 (Béranger, Paris).

(3) A. R. Horwood : On *Calamites Schützei* and on the correspondence between some new features observed in *Calamites* and *Equisetaceæ* (*Journ. Linn. Soc. Bot.* XXXIX, 1910 pp. 277-289). — W. Jongmans : Beiträge zur Kenntnis von *Calamites undulatus*. Sternb. (*Med. v's Rijks Herbarium, Leiden*, 1911, pp, 43-59).

(4) Percy Groom : Note on the internodes of *Calamites* (*Journn. Linn. Soc. Bot.*, XL, pp. 491-497, sept. 1912).

Les rhizomes de *Calamites*, comme ceux des prêles, pouvaient se renfler par tubérisation des entrenœuds, comme il résulte d'une observation que M. Kidston a faite dans un nodule du Westphalien du Staffordshire (1).

La plupart des empreintes de *Calamites* sont considérées comme « des moules, formés par remplissage, de la cavité interne de tiges équisétoïdes dont les tissus ont disparu » (2). N. Arber pense qu'il ne s'agit pas, à strictement parler, de moules de la cavité médullaire, mais de moules *submédullaires* intéressant une région plus ou moins épaisse à la périphérie de la moelle. L'examen d'une coupe tangentielle de *Calamites* de la collection D. Scott (3), l'a amené à conclure que c'était uniquement par leurs terminaisons saillantes dans la cavité médullaire que les *canaux infranodaux* de Williamson donnaient naissance aux mamelons qu'on remarque à l'extrémité supérieure des côtes sur certaines empreintes.

Le *Calamites (Protocalamites) pettycurensis* Scott, du *Carbonifère inférieur* d'Ecosse a donné lieu à une observation très importante de la part de M. Scott (4) : c'est le seul *Calamites* où l'on ait jusqu'ici découvert un arc de bois centripète bordant le canal carénal du côté interne, constatation qui fournit un argument nouveau à l'opinion de Lignier relative à la filiation commune des *Sphenophyllées* et des *Calamariées* (5).

(A suivre.)

---

(1) E. A. Newell Arber : A note on submedullary casts of Coal Measures Calamites *(Geolog. Magazine*, Dec. VI, V, N° 647, pp. 212-214, May 1918).

(2) Cf. R. Zeiller : *Eléments de paléobotanique*, pp. 150-151, 1900.

(3) Cf. D. H. Scott : Studies in fossil botany, p. 27, fig. 8, 1909.

(4) D. H. Scott : Studies in fossil botany, 1909, pp. 25 et 37, fig 11.

(5) D. H. Scott : *ibid.* pp. 24-25, note infrapaginale.

LES EUPHORBIÉES
DES
ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

par M. Marcel DENIS

(suite)

Je n'ai pas vu cette espèce dont l'exsiccata a disparu. Si Drake ne s'est pas trompé, l'*E. isaloensis* se distinguerait des autres Euphorbes épineuses malgaches par ses épines formées par des pédoncules stériles. Cette espèce ne serait donc pas un *Diacanthium* mais un *Treisia* Haworth. [73]. Grandidier aurait recueilli cette espèce dans la chaîne grèseuse du Mont Isalo et Lamère dans la vallée de la Mandrary. M. Perrier de la Bâthie qui a été dans cette région n'a jamais rien trouvé d'analogue

Euphorbia schizoclada H. Bn. mss = Didierea sp.

Il existe dans l'herbier du Muséum un fragment de plante épineuse étiqueté de la main de Baillon *E. schizoclada*. Ce binôme était resté *nomen nudum* jusqu'au moment ou Costantin et Gallaud [41] puis Poisson [122] publièrent la description de l'exsiccata. En réalité on se trouve devant un *Didierea*.

A. du Petit Thouars dans ses notes manuscrites [115] signale la présence de l'*E. nereifolia* à Maurice et à la Réunion. Dans quelle mesure faut-il faire état de cette indication ?

CLE DE DÉTERMINATION DES *DIACANTHIUM* DES ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

Δ Cyathiums d'une même inflorescence portés sur un pédoncule commun apparent.

O Cyathiums unisexués. 36. *E. Viguieri nov. sp.*

O Cyathiums hermaphrodites.

∇ Tiges à faces plates très peu épineuses, portant des épines à sommet caduc découpé en crête et dont les bases persistantes constituent des ailes à la tige.

— Feuilles de 10-20^c $\times$ 2,5-7.

45. *E. lophogona Lk.*

— Feuilles de 30^c $\times$ 5.

46. *E. Boissieri H. Bn.*

∇ Tiges plus ou moins cylindriques, portant de nombreuses épines bien développées, souvent décurrentes, mais ne formant jamais de crêtes laciniées et aliformes; épines accompagnées ou non d'autres éléments aciculaires.

= Cyathophylles arrondies au sommet. Petits cyathiums disposés par 15-30 en une cyme de 10-20^c de haut, très dichotome et très lâche.

47. *E. Perrieri Drke.*

= Cyathophylles en pointe au sommet. Cyathiums gros disposés par 2-24 en cymes plus ou moins dichotomes mais denses.

⧗ Glandes très éloignées de l'extrémité libre des bractées, comme enfoncées entre ces bractées qui sont très grandes. Feuilles linéaires de 3 mm. de large. Cyathophylles non étalées. Styles bifides ou bilobés.

⊠ Bractées libres jusqu'à la moitié du cyathium. Cyathiums par 2. Styles longuement soudés et bilobés au sommet. Feuilles de 6 $\times$ 0,3

38. *E. biaculeata nov. sp.*

⊠ Bractées soudées sur les $\frac{2}{3}$ du cyathium. Cyathiums par 4-20. Styles soudés seulement à la base et longuement bifides.

39. *E. pedilanthoides nov. sp.*

⧗ Glandes à peu près au même niveau que l'extrémité libre des bractées du cyathium qui est très courte. Feuilles de plus de 8 mm. de large (sauf *E. brachyphylla* mais alors cyathophylles étalées). Styles entiers ou à peine bilobés.

♣ Cyathophylles glabres pétaloïdes.

44. *E. splendens (Boj.) nob. em.*

♣ Cyathophylles poilues en dessous plus ou moins étalées.

+ Feuilles poilues.

42. *E. mangokyensis nov. sp.*

+ Feuilles glabres linéaires.
43. *E. brachyphylla nov. sp.*
Δ Cyathiums en glomérules sessiles.
★ Cyathiums unisexués.
37. *E. Insulæ Europæ Pax.*
★ Cyathiums hermaphrodites.
α) Cyathophylles blanches et glabres.
Ovaire glabre. pag. 88. *E. leuconeura Boiss.*

β) Cyathophylles jaune d'or et poilues.
Ovaire glabre. 35. *E. Caput aureum nov. sp.*

γ) Cyathophylles vertes et poilues.
Ovaire poilu.
× Glandes vertes. Cyathium poilu.
40. *E. mahafalensis nov. sp.*

× Glandes jaunes. Cyathium glabre.
41. *E. xanthadenia nov. sp.*

δ : *Sous-Section* : *TIRUCALLI*

Tirucalli 1880. G. Bentham et J.-D. Hooker (22). = *Arthrothamnus* 1860, F. Klotzsch et Garcke (85). = *Arthrothamnus* 1862, E. Boissier (27) + *Tirucalli* 1862, E. Boissier (27) — *Lyciopsis* 1862, E. Boissier (27).

Arbres ou arbustes charnus, à rameaux très chlorophylliens assimilateurs, arrondis ou aplatis, exceptionnellement épineux, la plupart du temps à feuilles réduites, non fonctionnelles ou aphylles. Cyathiums unisexués, réunis en cymes plus ou moins condensées et épaissies, rarement isolés. Cyathophylles réduites. Bractées des fleurs mâles laciniées. Capsule sèche ou partiellement charnue à l'extérieur, le plus souvent tricoque.

Afrique et Asie tropicales — Madagascar — Amérique tropicale (espèces très mal connues).

Le groupe des *Tirucalli* comprend des Euphorbes arborescentes et charnues fortement adaptées à la vie désertique. Beaucoup de caractères ont été altérés et de ce fait la distinction des espèces est rendue très difficile. Il est nécessaire notamment d'opérer exclusivement sur des matériaux complets et nombreux et de réunir tous les bons caractères que peuvent fournir une étude morphologique externe jointe à l'étude anatomique si l'on ne veut pas encombrer inutilement la systématique de noms sans valeur spécifique. Il ne faut pas croire avec Costantin et Gallaud que les espèces malgaches de cette section « peuvent *facilement* se distinguer les unes des autres par des caractères d'ordre purement anatomique [42] page 301 ». Je ne crois pas que ce soit possible. Avec l'anatomie on arrive à des groupes d'espèces mais, en dernier lieu, ce sont aux caractères externes qu'il faut faire appel pour arriver à une détermination précise. D'ailleurs, les auteurs précités sont en contradiction avec eux-mêmes lorsqu'ils utilisent les caractères externes aussi bien que les caractères internes dans le même tableau synoptique. On ne peut pas mieux démontrer que les caractères anatomiques employés seuls soient impuissants. En plus d'un endroit, Costantin et Gallaud reconnaissent que la morphologie interne ne peut, toute seule, séparer les espèces : « Entre *E. Tirucalli, E. Geayi, E. Laro* les différentes anatomiques sont trop faibles pour qu'on puisse les distinguer à l'inspection des coupes [42] page 294 ». « Pour l'*E. Alluaudi* et l'*E. oncoclada* la distinction de ces espèces ne peut se faire sûrement sur des coupes de tiges [42] page 300 ». Ici, l'échec de la méthode anatomique provient peut être de ce que l'on ne s'adresse pas à dé bonnes espèces.

Les seuls caractères que l'on puisse employer pour délimiter anatomiquement des groupes d'espèces sont : l'orientation et le groupement des stomates (1), la présence et le degré de développement des fibres. Et encore, ce dernier caractère dépend-il énormément des conditions de milieu [D. Bois et J. Gallaud 25].

Les caractères tirés de l'appareil végétatif sont particulièrement délicats à employer pour séparer les espèces. On s'est souvent servi de la longueur des rameaux. Il n'y a rien de plus variable suivant l'âge et les conditions de vie. L'*E. oncoclada* type, qui a été décrit sur des échantillons de 2 cm.

---

(1) J. Costantin et J. Gallaud [42], Dummel [52].

de long peut, en réalité, avoir des rameaux de 20 cm. Certaines espèces à tige cylindrique peuvent présenter sur le même pied des rameaux aplatis (*E. Intisy*).

L'*E. stenoclada* extrêmement épineux sous certaines conditions de vie et à l'état jeune, à des tiges qui deviennent cylindriques avec l'âge. La forme des feuilles caduques pourrait servir à distinguer les espèces mais ces feuilles sont très fugaces et manquent sur la plupart des échantillons d'étude. Les considérations tirées de la fleur ou du fruit n'ont jamais été mises très en avant pour distinguer les espèces de tout ce groupe. La rareté des cyathiums et des fruits, la diœcie, sont la cause de cet oubli mais l'observation montre que ce sont précisément les caractères du cyathium et de la capsule qui ont la plus grosse valeur systématique. J'ai essayé de faire la critique des trop nombreuses formes malgaches de *Tirucalli* qui avaient été élevées au rang d'espèce par des auteurs assez peu préoccupés des caractères floraux. Il y a certainement plus d'espèces malgaches de ce groupe que ne l'indique mon travail. Je possède des échantillons incomplets qui ne rentrent pas dans les cadres spécifiques admis, mais je crois qu'il est inutile de les décrire maintenant. Je préfère les réserver et attendre de nouveaux matériaux plutôt que d'encombrer la systématique de descriptions insuffisantes.

L'étude des Euphorbes de la section *Tirucalli* Benth. que Costantin et Gallaud ont entreprise [42] permettrait, d'après ces auteurs, d'établir une sous section *Intisy* bien distincte des autres *Tirucalli* Benth. c'est-à-dire distincte des formes qui se rangent dans les sections *Arthothamnus* et *Tirucalli* Boissier. Costantin et Gallaud se sont livrés à une enquête exclusivement anatomique sur de nombreuses espèces de la section de Bentham et ils affirment que les espèces de la sous-section *Intisy* se distinguent par des caractères anatomiques spéciaux dont le plus important me paraît être la présence dans l'écorce de fibres peu lignifiées, isolées dans la région périphérique et groupées en paquets dans la région profonde.

Grâce à ce criterium et à d'autres moins importants, tous les *Tirucalli* malgaches rentreraient dans cette nouvelle sous-section à l'exception toutefois de l'*E. plagiantha* rattachable aux anciennes sections de Boissier indiquées ci-dessus. Il est regrettable qu'après leur révision, Costantin et Gallaud ne nous aient pas tracé les caractères anatomiques particuliers des *Arthrothamnus* et des *Tirucalli* : il était nécessaire de les opposer à ceux de la nouvelle sous-section *Intisy* ; c'était la meilleure manière de justifier l'établissement de cette sous-section. On se prend à regretter que ces auteurs aient complètement négligé d'envisager les caractères morphologiques externes. Il est imprudent de négliger toute une série de caractères qui peuvent servir à la taxinomie du groupe pourvu qu'on les choisisse bien. Il faut remarquer aussi qu'il n'est fait allusion ni à la nature du cyathium ni à la forme et à l'organisation du fruit des « *Intisy* » dans le travail de Costantin et Gallaud. On voit combien l'établissement de cette sous-section parait actuellement arbitraire, on ne me reprochera donc pas de m'en tenir à l'ancien terme plus large de *Tirucalli*. Poisson [122] a appelé Famata les Euphorbes xérophytiques malgaches à quelques formes qu'elles appartiennent. Ce terme qui sert aux Antandroy pour nommer l'*E. Decorsei*, aux Sakalaves pour nommer l'*E. stenoclada* et à d'autres Malgaches encore pour nommer l'*E. erythroxyloïdes* n'a qu'une valeur purement biologique lorsqu'on l'étend ainsi aux Euphorbes uniquement xérophytiques : il n'apporte aucune conception nouvelle et n'a pas d'intérêt systématique. Les « Famata » de Poisson se subdivisent en *spinosa* (tiges à aiguillons *(sic)*) où l'on trouve l'*E. stenoclada (Tirucalli)* rapproché des *Diacanthium* simplement parce qu'il est épineux : *eufamata* (tiges inermes cylindriques ne s'exfoliant pas); *enterophora* (tiges inermes aplaties s'exfoliant). La distinction entre ces deux dernières sections est souvent illusoire : les caractères d'aplatissement et d'exfoliation sur lesquels elle repose sont variables sur le même individu ou dans la même espèce.

Pour condamner cette subdivision il suffit de dire que certaines espèces changent de groupe avec l'âge. L'*E. stenoclada* est « spinosa » à l'état jeune et devient « eufamata » quand il vieillit. L'*E. Intisy* est « eufamata » à la base et devient souvent « enterophora » au sommet des rameaux.

(à suivre)

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(suite)

La présence dans l'Aulnaie de plusieurs espèces sociales permet la distinction de faciès bien nets ; parmi les dominantes herbacées, deux plantes surtout ont un rôle physionomique important, *Carex acutiformis* et *Brachypodium silvaticum*. Le premier prospère dans les parties les plus mouillées de l'Aulnaie, le second qui recherche, au contraire, les sols plus secs se retrouve dans des groupements mésophiles et même dans des groupements méso-xérophiles. Parmi les autres espèces qui forment des sociétés denses et étendues, il faut mentionner surtout *Equisetum maximum* (Pl. 9, phot. I, tome 33), *Allium ursinum* (Pl. 10, phot. I, tome 33), *Cirsium oleraceum*.

Les aspects saisonniers de l'Aulnaie sont assez variés ; en hiver, la grande majorité des espèces cesse complètement d'assimiler ; seules les Hémicryptophytes rosettées et les Chaméphytes, toutes herbacées, assimilent toute l'année. *Primula elatior*, et *Allium ursinum* sont les protagonistes de l'aspect vernal : ces deux plantes ont disparu en été, lorsque l'*Equisetum maximum*, avec ses hampes élégantes qui peuvent dépasser 1m.50, détermine un aspect très particulier. En même temps, *Spiræa Ulmaria* et *Cirsium oleraceum* développent leurs inflorescences.

Le spectre biologique de l'Aulnaie se décompose de la façon suivante :

Phanérophytes	19	soit	20.5 %
Chaméphytes	6	—	6,5 %
Hémicryptophytes	53	—	57 %
Cryptophytes-Géophytes	11	—	12 %
Thérophytes	4	—	4 %

En dehors de l'essence caractéristique, la végétation arbustive est très variée et c'est un caractère qui rapproche cette association des bois de Chênes et la distingue de la Hêtraie. Les plantes grimpantes, ligneuses comme *Clematis Vitalba*, subligneuses comme *Solanum Dulcamara*, herbacées telles *Calystegia sepium*, *Bryonia dioica* et *Humulus Lupulus*, ont ici une grande importance. Enfin, les Chaméphytes rampantes à tiges herbacées, mais à assimilation continue (sauf *Malachium aquaticum*) sont relativement bien représentées. Des quatre Thérophytes de l'association, trois germent au printemps, (*Impatiens Noli-tangere*, *Galeopsis Tetrahit*, *Polygonum Hydropiper*); *Galium Aparine*, qui, dans les stations sèches, germe généralement en automne, modifie ici son rythme saisonnier et germe au printemps. Quant à *Cardamine Impatiens* également annuel, je n'ai pu m'assurer de l'époque de son développement ; d'après Raunkiær [202], il germe à l'automne.

La stratification est très nette ; sur le sol, les Muscinées et les Chaméphytes forment une strate permanente toujours verte, au-dessus de laquelle se développent les Géophytes dont la période de végétation active est rapide, puis les Hémicryptophytes cespiteuses ou à tige feuillée dont l'ensemble constitue une seconde strate herbacée ; au-dessus, les arbustes, puis les arbres à couronne élevée composent les strates supérieures. Comme Siegrist l'a montré pour l'Aulnaie de la vallée de l'Aar [218], le développement local de ces strates est en rapport avec l'illumination ; il y a interdépendance bien marquée entre les différentes strates, interdépendance qui se traduit par des variations notables dans leur continuité et leur densité locale.

Sans insister sur les caractères épharmoniques des associés herbacés de l'Aulne, je rappelerai brièvement les dispositions générales en rapport avec les conditions stationnelles dont dépend le groupement, sol saturé d'eau, faible illumination, atmosphère calme et humide. En ce qui concerne l'appareil assimilateur, le plus sensible à l'influence du milieu, il faut remarquer que la plupart des plantes de l'Aulnaie ont des feuilles glabres, minces, à limbe étalé, souvent disposé horizontalement ou resupiné (Graminées et Cypéracées). Une des espèces qui concrétise le mieux ces caractères est l'*Impatiens* avec son appareil végétatif parfaitement glabre et presque uniquement soutenu par la turgescence ; l'étroite localisation de cette plante dans les parties les mieux abritées et les plus fraîches de l'Aulnaie, exprime d'ailleurs ses exigences écologiques.

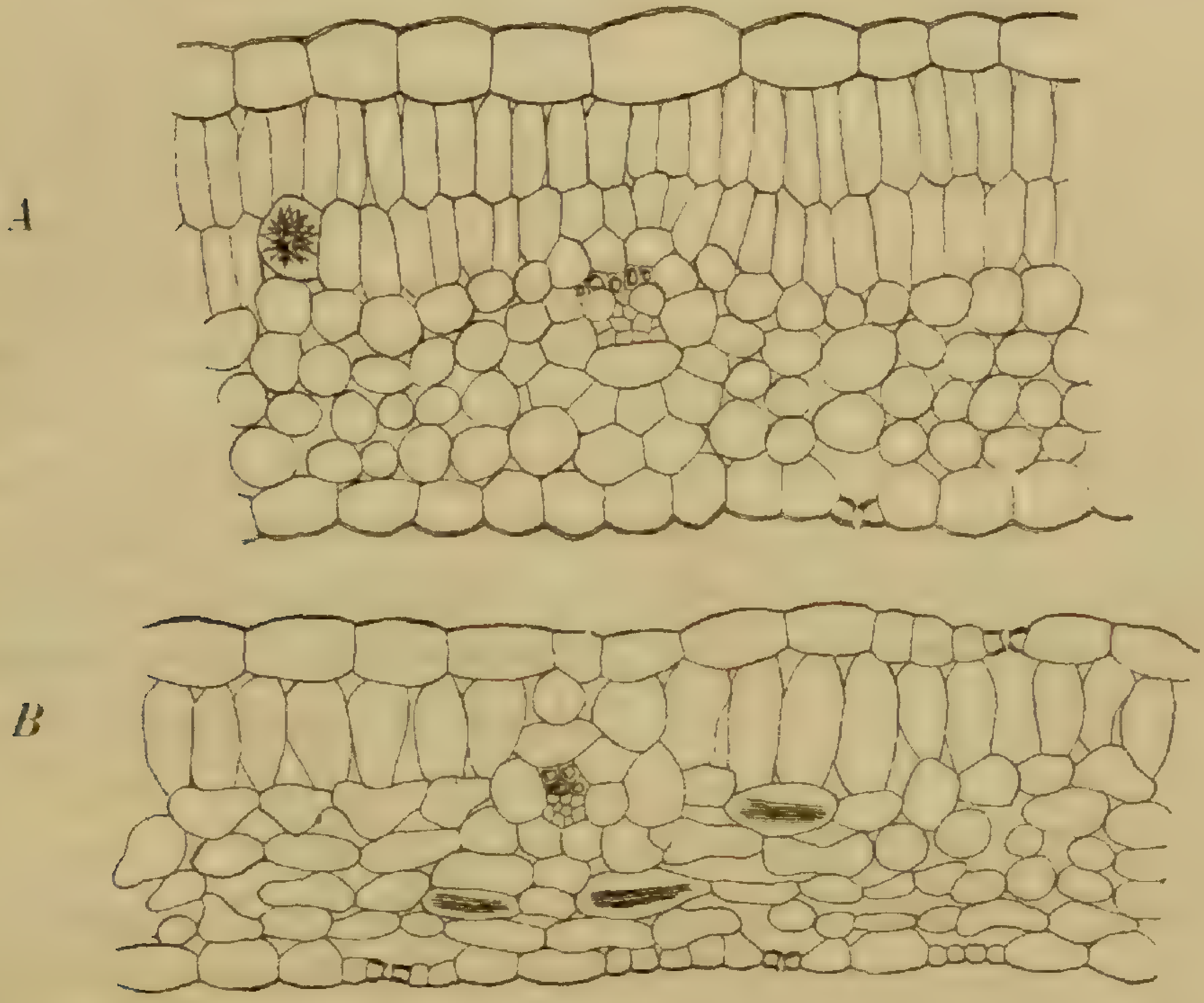


Fig. 36. — Types de structure foliaire mésophytique des herbes de l'Aulnaie ; *A*, *Dipsacus pilosus* ; *B*, *Lysimachia nemorum*.

Au point de vue anatomique, on notera les dispositions essentielles suivantes qui sont d'ailleurs plus ou moins bien marquées suivant les variations locales des facteurs écologiques (1) : cellulles épidermiques à membrane externe mince ou faiblement épaissie, souvent bombées, stomates nombreux, superficiels ou émergents, stomates aquifères, structure bifaciale, tissu palissadique à une ou deux assises, lacunes nombreuses, appareil conducteur réduit, tissu de soutien nul ou peu développé (fig. 36).

---

1) On trouvera dans le travail d'H. Hesselman [132] sur les prés-bois (*Laubwiesen*) de la Suède méridionale, de nombreuses données d'anatomie écologique comparée.

L'Aulnaie se retrouve dans une grande partie de l'Europe avec une composition floristique homogène : c'est une des associations les mieux définies, que ses exigences écologiques localisent étroitement au voisinage des cours d'eaux.

Dans le Bassin de Paris, l'Aulnaie est fréquente, surtout dans les vallées secondaires, en Haute-Normandie, en Brie, en Picardie, etc... ; dans le Pays de Bray, la distinction établie ici entre l'Aulnaie de pentes et l'Aulnaie de vallées est bien nette. Des types bien représentatifs de l'Aulnaie de pentes s'observent dans les forêts de Marly, de Carnelle, de Montmorency, de Compiègne, de Villers-Cotterets, de Rambouillet. Pour ce qui regarde le Bassin de Paris, le tableau XVI renferme presque tous les éléments de l'Aulnaie ; parmi les caractéristiques que je n'ai pas rencontrées dans le Vexin français, je citerai les *Chrysosplenium*, *Stellaria nemorum*, *Anemone ranunculoides*, *Cucubalus baccifer* (ces deux dernières signalées dans nos limites).

Dans les Hêtraies de Haute-Normandie, je signalerai l'existence d'un petit groupement qui se localise dans les dépressions mouillées des laies et des carrefours et auquel participent un certain nombre de caractéristiques de l'Aulnaie telles *Festuca gigantea*, *Lychnis diurna*, *Carex remota*, *C. strigosa*, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Cardamine silvatica*, *Lysimachia nemorum*, *Galium palustre*, *Stellaria uliginosa*, *Athyrium Filix-Femina*. Il s'agit d'un petit groupement subordonné topographiquement à la Hêtraie, mais dont les affinités floristiques vont vers l'Aulnaie.

Dans le Massif armoricain, dans les Vosges, dans les Ardennes, les Aulnaies établies sur sol siliceux sont très répandues et se rapportent plutôt à l'Aulnaie de pentes à Sphaignes qui sera analysée plus loin.

Sous le nom d'*Alder-willow association*, les phytogéographes anglais [223] décrivent un ensemble d'associations où se retrouvent la plupart des espèces citées ici mais qui comprend aussi les éléments des taillis tourbeux à *Rhamnus Frangula* et *Polystichum Thelypteris*. Les parties les plus humides de l'association du Frêne (Ash-wood association) et des associations du Chêne que ces mêmes auteurs ont analysées comportent une bonne partie des espèces considérées ici comme constituants essentiels de l'Aulnaie.

Pour ce qui concerne encore l'Europe occidentale, je rattacherai à l'Aulnaie un groupement récemment signalé par H. Chermezon

61 bis] dans les Asturies, le long des ruisseaux des vallons et dans lequel se rencontrent beaucoup d'éléments de l'association comme *Equisetum maximum*, *Athyrium Filix-femina*, *Carex pendula*, *Alnus glutinosa*, *Salix capræa*, *Populus nigra*, *P. alba*, *Spiræa Ulmaria*, *Eupatorium cannabinum*.

Pour l'Aulnaie de l'Europe centrale, on trouvera de nombreux renseignements dans les travaux de Siegrist [218] et de J. Braun-Blanquet [27] ; ce dernier phytogéographe a particulièrement bien mis en évidence l'homologie floristique du taillis d'Aulne noir et du taillis d'Aulne blanc, qu'il considère « comme simples races d'une même association, la première (*Alnetum glutinosi*) occupant les plaines, la seconde (*Alnetum incani*), les montagnes (Jura, Alpes, Carpathes etc...) et le Nord ».

On pourra compléter ce rapide aperçu géographique en consultant tel relevé de la Suède méridionale [133, pp. 455-459] ou de la Russie centrale [152].

⁂

On peut rattacher à l'Aulnaie la végétation des haies et des buissons humides installés le long des chemins et sur les berges des cours d'eau, sur les mêmes substratums que l'Aulnaie elle-même ; ce sont des groupements mixtes, de composition hétérogène, développés et maintenus dans l'étroite dépendance de l'Homme. Parmi les caractéristiques et constantes de l'Aulnaie qui se retrouvent dans les haies, je citerai *Festuca gigantea*, *Agropyrum caninum*, *Epilobium roseum*, *Stachys silvatica*, *Bromus asper*, *Brachypodium silvaticum*, *Geum urbanum*, *Lysimachia Nummularia*, *Urtica dioica*, auxquels s'adjoignent les lianes et plantes grimpantes déjà nommées ainsi que plusieurs espèces non rencontrées dans les relevés de l'association type : *Agrimonia odorata* RR (haies à Lainville), *Epilobium lanceolatum*, PC, espèce qui est, en réalité, beaucoup moins rare qu'on ne l'indique [5, 9], *Pimpinella magna* RR (haies à Juziers), *Hypericum Desetangsii* PC.

Dans les petits bosquets épars aux bords de l'Oise et de la Seine, sur la berge normalement exondée toute l'année, l'Orme est souvent dominant et le sous-bois comporte surtout des silvatiques subrudérales comme *Urtica dioica*, *Geum urbanum*, *Galium Aparine*, *Sisymbrium Alliaria, Lampsana communis, Rumex conglomeratus* qui existent, pour la plupart, dans l'Aulnaie de vallées ; à la lisière de ces bosquets *Bryonia dioica, Calystegia sepium, Vicia Cracca, Clematis Vitalba, Aristolochia Clematitis* s'entremêlent. Ce type d'Ormaie à peuplement subrudéral se retrouve dans certains ravins à ruisselet hivernal du calcaire grossier et dans les parties fraîches des carrières de ce même étage : le passage s'établit ainsi vers les broussailles à peuplement méso-xérophile.

Au point de vue génétique, les rapports de l'Aulnaie ne sont bien nets que dans les grandes vallées, sur les alluvions récentes et dans les bras morts comblés ; les successions qui se déroulent dans ces stations et aboutissent généralement à des saussaies et, plus rarement à l'Aulnaie, ont été analysées précédemment (cf. pp. 119 et 123-124). Dans l'Aulnaie évoluée des vallées secondaires, le Chêne pédonculé se rencontre assez souvent ; lorsque le drainage naturel ou provoqué s'accentue, favorisant la formation d'humus doux, la Chênaie peut succéder à l'Aulnaie. Ce processus évolutif, très rare dans ce territoire, s'observe dans quelques bois de la vallée de l'Epte (Amenucourt).

⁂

Dans les vallées, lorsque les arbres de l'Aulnaie sont coupés pour des usages industriels, Trembles et Frênes surtout, on observe un stade régressif correspondant à un groupement secondaire dans lequel quelques-unes des espèces sociales de l'Aulnaie jouent un rôle capital ; *Carex acutiformis, Cirsium oleraceum, Scirpus silvaticus, Calystegia sepium, Epilobium hirsutum, Phragmites communis* prennent alors un grand développement tandis que les silvatiques plus spécialisées comme *Paris quadrifolia, Impatiens Noli-tangere* s'effacent, gênées par la brusque augmentation de l'intensité lumineuse. Peu à peu les arbres se réinstallent spontanément ou repoussent de souches ; des Trembles sont plantés et l'association retrouve graduellement son équilibre écologique. C'est un cas d'alternance analogue à ceux qui se produisent dans tous les taillis clairiérés.

Il faut ajouter que ce groupement transitoire, mais très répandu, que l'on pourrait appeler marécage à *Cirsium oleraceum*, renferme toujours un certain nombre d'espèces étrangères à l'Aulnaie, hygrophiles ubiquistes des fossés d'écoulement, mésophiles des prairies voisines ; le passage latéral aux associations de prairies et de tourbière à Hypnacées s'observe, souvent d'ailleurs (sur la bordure nord du marais d'Arronville, et dans les tourbières de la vallée de la Troesne par exemple).

10. — ASSOCIATIONS DES BOIS MÉSOPHILES

Tandis que le bois de type méso-hygrophile (Aulnaie), étudié dans les pages précédentes, se laisse relativement bien délimiter grâce à un cortège floristique homogène (conséquence d'une localisation stationnelle bien définie), il n'en est pas de même des bois mésophiles et méso-xérophiles de ce territoire.

Depuis l'époque gallo-romaine jusqu'au XIX^e siècle, des défrichements répétés ont réduit, de plus en plus, les aires naturellement boisées et cette déforestation n'a été compensée par des reboisements que dans une très faible mesure ; c'est ainsi que la partie la mieux boisée du Vexin français, le « pays » d'Arthies, a vu réduire successivement sa couverture silvatique comme le montre la comparaison des anciennes cartes avec les cartes actuelles [196].

En l'absence de forêts soumises à l'administration forestière, les bois sont abandonnés à la fantaisie des propriétaires ou laissés à l'exploitation abusive des communes et les futaies sont exceptionnelles ; les bois-taillis mêlés sont le type dominant.

En l'état actuel de la végétation forestière de ce territoire, il est donc peu aisé de délimiter les associations silvatiques d'après les essences dominantes : on se trouve souvent en présence de mélange d'associations, déjà complexes en elles-mêmes, lorsqu'elles sont pures. Dans beaucoup de bois, l'essence naturellement dominante, a été remplacée par une essence différente, soit directement par plantation d'arbres indigènes ou étrangers, soit indirectement comme conséquence d'une transformation des conditions écologiques dans un sens favorable à l'essence remplaçante. C'est ainsi, par exemple, que le Hêtre autrefois abondant, sinon dominant, sur les pentes crayeuses de la vallée de l'Epte a cédé le pas au Chêne et au Frêne à mesure que sa raréfaction, en modifiant l'éclairement du sous-bois, a favorisé ces arbres ; on rencontre ici localement, sous un couvert où le Hêtre fait actuellement défaut ou est très rare, quelques-unes des plus fidèles caractéristiques de la Hêtraie telle qu'elle existe en Haute-Normandie et dans le Thelle, développée sur des substratums identiques et dans des conditions climatiques analogues (1).

Les différentes associations silvatiques (ou plutôt les complexes d'associations) que Moss, Rankin et Tansley [179] ont distinguées en Angleterre, existent presque toutes dans le Bassin de Paris.

En ce qui concerne le Vexin, j'ai pu retrouver la plupart des groupements que ces auteurs ont analysés.

Pour les bois mésophiles, je me suis arrêté à la classification suivante :

1. Hêtraie, rarement bien développée et actuellement cantonnée de façon presqu'exclusive sur les pentes calcaires ou argilo-calcaires (*Fagetum calcareum*, *Beechwood-association*) ;

2. Taillis mêlés de Chênes et de Frênes sur calcaire (*Ash-Oakwood-association* pp.) ;

3. Chênaie de Chêne pédonculé, avec Charme et surtout Coudrier localement abondants, développée principalement sur les marnes vertes et sur les sables siliceux frais (*Quercetum Roburis*, *Pedunculate-Oakwood-association*).

Le caractère hétérogène d'une telle classification est évident, mais le remaniement profond et continu que l'Homme a imposé aux groupements silvatiques rendait difficile un traitement plus unitaire des bois de ce territoire ; la pure méthode sociologique si utile pour l'analyse des autres groupements ne s'applique pas aisément ici. De fait, la plupart des bois dissimulent sous une apparente uniformité physionomique, une complexité sociologique souvent considérable. Certains bois établis sur plusieurs sols différents peuvent ainsi présenter en juxtaposition ou en mélange, des associations silvatiques très différentes, les conditions stationnelles variant beaucoup d'un point à un autre : c'est le cas, en particulier, pour les bois installés au flanc des vallées.

---

(1) Inversement, des peuplements *anciens* de cette essence peuvent ne présenter dans leur tapis herbacé qu'un nombre très réduit des caractéristiques de la Hêtraie ; on peut remarquer, à ce propos, que le Hêtre n'a pas toujours, par rapport au sous-bois, la valeur créatrice élevée qu'on lui attribue [189 bis].

1. — Hètraie

La Hêtraie typique (c'est-à-dire le peuplement pur ou presque pur de Hêtres avec son tapis herbacé caractéristique), qui est si bien représentée dans les régions crayeuses limitrophes du Vexin français (Vexin normand et pays de Thelle) est, par contre, rarement développée dans ce même territoire ; c'est seulement dans quelques parcs anciens que l'on peut observer des restes de fûtaies avec le sous-bois distinctif de la Hêtraie.

La Hêtraie du parc d'Halincourt (sur argile plastique et sables nummulitiques) en est un des meilleurs exemples et représente un ensemble sociologique qui renferme une partie des éléments distinctifs de l'association :

H	*Aspidium aculeatum*
H	*Polystichum Filix-mas*
H	*Athyrium Filix-femina*
Grh	*Milium effusum*
H	*Melica uniflora*
H	*Poa nemoralis*
Gtb	*Arum maculatum*
Gb	*Endymion nutans*
Grh	*Paris quadrifolia*
Grh	*Polygonatum officinale*
Grh	*P. multiflorum*
Grh	*Cephalanthera pallens*
Grh	*C. ensifolia*
Grh	*Neottia Nidus-avis*
H	*Asarum europæum*
Grh	*Anemone nemorosa*
H	*Ficaria ranunculoides*
H	*Actæa spicata*
H	*Alchimilla vulgaris*
H	*Vicia sepium*
H	*Mercurialis perennis*
H (Ch	*Euphorbia amygdaloides*
H	*Viola silvestris*
H	*Epilobium montanum*
Grh	*Circæa lutetiana*
H	*Sanicula europæa*
H	*Ajuga reptans*
Chh	*Lamium Galeobdolon*
Chh	*Veronica montana*
H	*Scrofularia nodosa*
Grh	*Asperula odorata*
Grh	*Adoxa Moschatellina*
H	*Lactuca muralis*

Des fragments de Hêtraie analogues, mais moins riches, se retrouvent dans les parcs de Saint-Cyr-en-Arthies, de Villarceaux, de Fontenay-Saint-Père, de la Roche-Guyon; çà et là sur les pentes de la craie, dans la vallée de l'Epte, des bouquets de Hêtres ou même des Hêtres isolés parmi d'autres essences, offrent des petites enclaves de l'association. Le long de la « falaise » tertiaire qui limite le Vexin français au Nord-Est, de Gisors à Amblainville et çà et là dans les vallées du Montcient (Sailly), du Sausseron (Valmondois, Berville), de la Troesne (la Villetertre, Chars), on retrouve de même avec cet arbre, des fragments de l'association, développés ici sur le calcaire grossier ou les sables nummulitiques. Souvent le sous-bois est réduit à une ou deux espèces sociales comme *Mercurialis* *perennis*, *Lamium Galeobdolon*, *Asperula odorata* accompagnées d'individus épars de *Neottia*, de *Sanicula* ou d'*Euphorbia amygdaloides*.

Parmi les espèces qui apparaissent dans ces fragments de l'association il faut mentionner *Atropa Belladona* R, *Scilla bifolia* (vallée du Sausseron et de l'Esches), *Monotropa Hypopitys* PC, *Ruscus aculeatus* PC, *Daphne Laureola* PC, *Phyteuma spicatum* (bois du Val-Perron).

Toutes ces espèces, se rencontrent aussi, d'ailleurs, dans les bois mêlés calcaires et marno-calcaires, mais elles sont, dans une grande partie de l'aire de la Hêtraie, assez fidèles à cette association lorsqu'elle est établie sur sol calcaire comme c'est le cas pour les localités citées jusqu'ici.

Sur sol siliceux, la Hêtraie est encore plus rare en Vexin français ; la présence, sur les plateaux d'argile à meulière, de Hêtres centenaires accompagnés de plusieurs éléments caractéristiques comme *Asperula odorata*, *Veronica montana*, *Melica uniflora* semble indiquer que cet arbre y était plus abondant autrefois. Sur les pentes des sables de Fontainebleau, des Hêtres sont çà et là mêlés aux taillis de Chênes ; c'est aussi à leur voisinage que *Veronica montana* et *Asperula odorata* sont surtout abondants.

L'abondance du *Vaccinium Myrtillus* sur ces pentes ainsi que sur les plateaux d'argile à meulière peut également être invoquée pour faire admettre une plus grande extension du Hêtre ; la Myrtille, qui accompagne le *Fagus silvatica* dans toute son aire, caractérise souvent, en effet, la Hêtraie en voie de dégradation et sa présence est l'indice de la transformation, bien souvent observée, de l'humus doux en humus acide.

Je compléterai les quelques remarques réunies ici en donnant la liste des principaux associés du Hêtre dans les futaies de Normandie et du pays de Thelle, liste qui, jointe aux énumérations précédentes, donnera une idée de la composition floristique de la Hêtraie dans le Nord-Ouest de la France.

Grh	*Polypodium Dryopteris*
Grh	*P. Phegopteris*
H	*Athyrium Filix-femina*
H	*Elymus europæus*
Grh	*Milium effusum*
H	*Melica uniflora*
H	*Luzula maxima*
H	*L. pilosa*
Gb	*Endymion nutans*
Grh	*Paris quadrifolia*
Ph	*Ruscus aculeatus*
Grh	*Polygonatum multiflorum*

Grh	*P. vulgare*
Grh	*Cephalanthera ensifolia*
Grh	*Neottia Nidus-avis*
Th (H)	*Mœhringia trinervia*
H	*Ranunculus auricomus*
Grh	*Anemone nemorosa*
H	*Actæa spicata*
Gtb	*Corydallis solida*
Grh	*Dentaria bulbifera*
H	*Rubus fruticosus* agg.
H	*Vicia sepium*
H	*Oxalis Acetosella*
H	*Mercurialis perennis*
Ph	*Ilex aquifolium*
Ph	*Daphne Laureola*
H	*Sanicula europæa*
Gtb	*Conopodium denudatum*
H	*Pirola rotundifolia*
G	*Monotropa Hypopitys*
Chh	*Lysimachia nemorum*
Chh	*Glechoma hederacea*
Chh	*Lamium Galeobdolon*
H	*Stachys alpina*
H	*Atropa Belladona*
Chh	*Veronica montana*
Chh	*V. Chamædrys*
H	*Scrofularia nodosa*
Grh	*Asperula odorata*
H	*Phyteuma spicatum*
H	*Lactuca muralis*

La végétation bryologique de la Hètraie qui est toujours pauvre, même lorsque l'association est bien développée, ne comporte ici aucune espèce spéciale.

Les grandes Hypnacées sociales sont surtout bien représentées : *Rhytidiadelphus loreus, Rh. triqueter, Thuidium tamariscinum, Eurhynchium striatum, E. Stokesi,* ainsi que quelques Acrocarpes comme *Polytrichum formosum, Catharinea undulata, Mnium affine, M. hornum.*

L'extension géographique de la Hètraie avec ses diverses races régionales est connue dans ses grandes lignes ; telle qu'elle existe dans le Bassin de Paris, la Hêtraie est directement comparable aux Hêtraies de l'Angleterre méridionale [225].

Je ne puis, en raison des longues listes qu'il faudrait citer, m'étendre sur la synécologie géographique de cette association classique : on trouvera dans Höck [134 bis] et dans d'autres travaux plus récents [27, 200] de nombreuses données à ce sujet.

La rareté même de la Hêtraie dans nos limites ne permet pas de remarques très générales sur son écologie, sa physionomie et son évolution, d'ailleurs assez bien connues ; en ce qui concerne le spectre biologique, le nombre élevé des Géophytes et la rareté des Thérophytes sont les deux caractères les plus importants à signaler.

2. — Taillis de Chênes et de Frênes

C'est le type de bois mésophile le plus souvent réalisé sur les pentes calcaires et argilo-calcaires (1) des vallées secondaires où il se présente avec une grande diversité florale et sous des formes multiples ; malgré une apparente uniformité topographique et physionomique, il s'agit là d'un ensemble sociologique très complexe où plusieurs associations silvatiques sont en mélange ou en étroite juxtaposition, sous des formes dégradées ou modifiées par l'homme. On y retrouve d'ailleurs la plupart des espèces de la Hêtraie et de la Chênaie de Chêne pédonculé.

---

(1) Craie blanche, argile plastique, sables nummulitiques et calcaire grossier.

Dans ces bois, souvent réduits à des petits îlots accrochés aux versants les plus abrupts, le Chêne pédonculé et le Chêne sessile sont souvent en mélange ; le premier domine dans les parties les plus fraîches des versants, le second devient abondant sur les versants plus secs, à sol plus maigre. Le Frêne qui possède ici une valeur caractéristique réelle, se mêle aux deux Chênes ; c'est sur les sols marneux et profonds qu'il trouve son optimum écologique, formant localement des bosquets presque purs qui passent aux prés mésophiles (pré à *Festuca arundinacea*) ou méso-xérophiles (pré à *Brachypodium pinnatum*).

Dans ces bois de pentes, à lisière broussailleuse, la strate arbustive est très variée. Le Cornouiller mâle, l'Erable champêtre et le Fusain sont constants et caractéristiques, les *Sorbus torminalis*, *Tilia parvifolia*, *Cratægus oxyacanthoides* sont presque exclusivement localisés dans ces bois, le Lierre y est plus abondant que partout ailleurs et les *Daphne* (*D. Laureola* et *D. Mezereum*) se rencontrent surtout ici.

Par suite de la grande hétérogénéité florale de ces bois, il est difficile de grouper en un tableau analytique les relevés qui s'y rapportent. Je me contenterai de donner quelques exemples exprimant la composition floristique moyenne de ces taillis mésophiles, tels les relevés suivants :

1. Versant Nord-Ouest du bois du Bouleau, près Chars, sol marno-calcaire (calcaire grossier), recouvert d'une mince couche d'humus doux, pente assez forte ; taillis de Chêne pédonculé et de Frêne avec quelques Hêtres, strate arbustive très variée comprenant :

Salix capræa
Corylus Avellana
Rosa canina
Sorbus torminalis
Cratægus monogyna
Evonymus europæus
Acer campestre
Rhamnus cathartica
Tilia parvifolia
Cornus sanguinea
C. mas
Daphne Laureola
Ligustrum vulgare
Viburnum Lantana

auxquels s'adjoignent *Clematis Vitalba*, *Hedera Helix*, *Tamus communis*, *Rubus fruticosus*.

Le tapis herbacé comporte les espèces suivantes :

H	*Polystichum Filix-mas*	**H**	*Ranunculus auricomus*
H	*Poa nemoralis*	**H**^{2}	*Sisymbrium Alliaria*
H	*P. trivialis*	**H**	*Potentilla Fragariastrum*
Grh	*Milium effusum*	**H**	*Fragaria vesca*
H	*Melica uniflora*	**H**	*Geum urbanum*
H	*Bromus asper*	**H**	*Vicia sepium*
H	*Brachypodium silvaticum*	**H Ch**	*Euphorbia amygdaloides*
H	*Carex silvatica*	**H**	*Mercurialis perennis*
Grh	*Cephalanthera pallens*	**H**	*Hypericum hirsutum*
Gtb	*Orchis purpurea*	**H**	*Viola silvestris*
Gtb	*O. montana*	**H**	*Sanicula europæa*
Grh	*Listera ovata*	**H**	*Primula officinalis*
Grh	*Neottia Nidus-avis*	**H**^{2} **Th**	*Myosotis intermedia*
Gtb	*Arum maculatum*	**Chh**	*Lamium Galeobdolon*
Grh	*Paris quadrifolia*	**Chh**	*Glechoma hederacea*
Grh	*Polygonatum multiflorum*	**Chh**	*Veronica Chamædrys*
H	*Iris fœtidissima*	**H**	*Galium Cruciata*
Chh	*Stellaria Holostea*	**Grh**	*Adoxa Moschatellina*
Chh	*Helleborus fœtidus*	**H**	*Campanula Trachelium*
Grh	*Anemone nemorosa*		

La couverture muscinale, discontinue, est formée de :

Plagiochila asplenioides
Chilossyphus polyanthus
Lophocolea bidentata
L. minor
Fissidens cristatus
F. taxifolius
Mnium affine
M. undulatum
Mnium punctatum
Thamnium alopecurum
Rhytidiadelphus triqueter
Brachythecium velutinum
Scleropodium purum
Eurhynchium piliferum
E. striatum

2. Bois sur pentes du calcaire grossier, versant Nord, à Villarceaux, près Chaussy, avec petites taches de décalcifications.

Chêne pédonculé en baliveaux, Frêne assez abondant, Hêtre rare ; le Coudrier domine dans la strate arbustive, le Cornouiller mâle est localement abondant ainsi que le Troène et le Lierre, on rencontre, épars :

Cornus sanguinea
Acer campestre
Cerasus Mahaleb
C. avium
Tilia parvifolia
Viburnum Lantana
Lonicera Periclymenum
Sorbus torminalis
Cratægus monogyna
C. oxyacanthoides
Daphne Laureola
D. Mezereum
Ilex Aquifolium

Le tapis herbacé, assez dense, est localement dominé par des peuplements étendus de *Mercurialis perennis*, *Poa nemoralis*, *Brachypodium silvaticum*, auxquels se mêlent :

H	*Polystichum Filix-mas*	**H**	*Luzula pilosa*
H	*Aspidium lobatum*	**H**	*Carex silvatica*
H	*Melica uniflora*	**Grh**	*Neottia Nidus-avis*
Grh	*Milium effusum*	**Gtb**	*Orchis mascula*

Grh	*Paris quadrifolia*
Gb	*Endymion nutans*
Chh	*Stellaria Holostea*
Grh	*Anemone nemorosa*
H	*Actæa spicata*
H	*Aquilegia vulgaris*
Chh	*Helleborus fœtidus*
H	*Geum urbanum*
H	*Fragaria vesca*
H	*F. elatior*
H	*Vicia sepium*
H (Ch)	*Euphorbia amygdaloides*
H	*Hypericum montanum*
H	*H. hirsutum*
H	*Viola hirta*
H	*V. silvestris*
H	*Sanicula europæa*
H	*Primula officinalis*
Chh	*Vinca minor*
H	*Lithospermum officinale*
Chh	*Lamium Galeobdolon*
H	*Stachys alpina*
H	*S. silvatica*
H	*Melittis melissophyllum*
Chh	*Veronica Chamædrys*
H	*Scrofularia nodosa*
Grh	*Asperula odorata*
H	*Campanula Trachelium*
H	*Lactuca muralis*

En lisière, l'*Astragalus glycyphyllos* est abondant avec *Vicia Cracca*, *V. tenuifolia*, *Lathyrus silvestris*, *Vincetoxicum officinale*.

Les parties décalcifiées sont indiquées par la présence de colonies lâches de *Pteris aquilina* à rhizome peu profond, accompagnées de *Veronica officinalis*, *Sedum purpurascens*, *Doronicum plantagineum*, *Digitalis purpurea*.

Les Muscinées sont pauvrement représentées : *Rhytidiadelphus triqueter* est surtout abondant ; sur les talus pierreux, *Eurhynchium Schleicheri*, *Encalypta contorta*, *Neckera complanata*, *Lejeunea serpillifolia*, sont les espèces les plus notables.

(A suivre)

CHRONIQUES ET NOUVELLES

M. Blaringhem est nommé Maître de Conférences de Botanique à la Faculté des Sciences de Paris.

⁂

Notre collaborateur M. Henri Jumelle vient d'être élu Correspondant de l'Institut (Académie des Sciences), en remplacement de M. Boudier, décédé.

⁂

M. Alaphilippe a été nommé, au Concours, Répétiteur de Botanique appliquée à l'Ecole Nationale d'Agriculture de Grignon.

Nemours.— Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES SECRÉTOIRES
DANS
LES GLANDES A LUPULINE
CHEZ LE HOUBLON CULTIVE

par M. et M^{me} MOREAU

Le but de la culture du Houblon est la production, en vue de son utilisation dans la fabrication de la bière, de la poussière jaune, dite lupuline, que renferment ses cônes. La lupuline prend naissance dans des glandes spéciales, surtout nombreuses sur la face externe des bractéoles qui accompagnent les fleurs femelles. Un intérêt particulier s'attache donc à l'étude de ces glandes, au point de vue de la connaissance de l'origine de la lupuline. Cette étude est importante encore à d'autres égards, car elle se rattache à la grande question de l'origine des résines et à la question plus générale des processus sécrétoires au sein des cellules vivantes.

On sait depuis longtemps quels sont les phénomènes morphologiques les plus visibles de l'histoire des glandes à lupuline ; ils ont été décrits dans leurs traits essentiels par Personne (1), puis plus tard par Holzner (2). Rappelons seulement qu'une cellule épidermique se développant plus que les autres fait saillie au-dessus de ses voisines, se renfle à son extrémité, constitue un poil. Elle se divise bientôt en deux par une cloison longitudinale, puis subit un cloisonnement transversal ; ce dernier délimite une base et une tête : tandis que la base s'allonge, prenant quelquefois une ou deux cloisons transversales, la tête se dilate, devient multicellulaire, s'élargit en un disque qui prend bientôt la forme d'une coupe. A ce moment, la lupuline s'accumule dans la cavité de la coupe, sous la cuticule qui recouvre sa face interne ; elle soulève la cuticule qui de concave devient convexe, de telle sorte que l'organe prend l'aspect d'un gland de chêne avec la cupule qui enveloppe sa base. Une glande à lupuline prend donc successivement les formes suivantes : un poil simple, un poil multicellulaire capité, puis discoïde, enfin, un poil en forme de coupe sous la cuticule de laquelle s'accumule de la lupuline.

---

(1) PERSONNE (J.). — Extrait d'un Mémoire intitulé : Histoire chimique et naturelle du Lupulin (*Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 4, T. 1, pp. 299-312, 1854).

(2) Cité par Engler *in* ENGLER et PRANTL. *Die naturlichen Pflanzenfamilien*, III Teil, 1 Abteilung, p. 97, 1889.

Au cours de cette histoire, il est possible de mettre en évidence dans les cellules de la glande trois groupes de substances : des lipoïdes, des tannoïdes, des essences et résines.

I. Lipoïdes.

La recherche des lipoïdes dans les glandes à lupuline exige des procédés spéciaux, différents de ceux qui sont utilisés dans les recherches usuelles de cytologie. Au cours des opérations habituelles de la technique cytologique, les lipoïdes, solubles dans l'alcool et les hydrocarbures, disparaissent, entraînés par l'alcool pendant la fixation ou pendant les déshydratations ultérieures, dissous par la benzine, le toluène, le xylol employés pour préparer l'inclusion dans la paraffine ; on devra donc utiliser des fixateurs exempts de solvants des lipoïdes et faire subir à ces derniers une insolubilisation dans leurs solvants habituels, soit au cours de la fixation, soit immédiatement après cette dernière. Une série de méthodes répond à ces nécessités, ce sont les méthodes dites mitochondriales ; ce sont elles que nous avons employées pour la mise en évidence des lipoïdes des glandes à lupuline.

Pour la fixation, nous avons utilisé le liquide IV de Regaud et celui de Champy ; l'insolubilisation postérieure à la fixation a été assurée par le séjour du matériel dans le bichromate de potasse après le liquide de Regaud, parfois par le mordançage de Kull après le fixateur de Champy. La coloration a été faite soit par l'hématoxyline de Heidenhain (méthode lente de Regaud), soit par la fuchsine acide à 60° suivie du vert de méthyle (méthode d'Altmann modifiée par Galeotti) ; après la fixation de Champy et le mordançage de Kull, nous avons employé aussi la coloration par la fuchsine acide à

60°, suivie de la thionine, la régression se faisant à l'aurantia (modification de la méthode de Champy-Kull).

Après l'emploi de ces divers procédés, les lipoïdes se présentent dans les cellules des poils glanduleux du Houblon sous l'aspect de granules de très petite taille et de filaments déliés (Planches 9 et 10, fig. 1 à 7).

L'ensemble de ces divers caractères, considérés tous à la fois, leur disparition par les méthodes cytologiques usuelles, leur conservation par les méthodes mitochondriales, enfin les formes sous lesquelles ils se présentent permettent de rapporter les lipoïdes des glandes à lupuline aux éléments morphologiques désignés ordinairement sous le nom de mitochondries, les formes granuleuses répondant aux mitochondries proprement dites, les formes filamenteuses aux chondriocontes.

Granules et filaments lipoïdiques sont présents dans le jeune âge, alors que la glande constitue encore un poil simple faisant à peine saillie au-dessus des cellules épidermiques voisines (fig. 1); on les retrouve plus tard dans la glande pluricellulaire et encore capitée (fig. 2 à 4); ils sont beaucoup plus nombreux quand elle vient de prendre la forme d'un disque ou d'une cupule (fig. 5 à 7); par contre, ils sont plus rares dans les glandes plus âgées et paraissent absents dans le protoplasme en dégénérescence des glandes très âgées.

Au cours de la croissance de la glande, on observe donc que les lipoïdes, sous la forme de granules et de filaments, présents dès le début, deviennent de plus en plus abondants jusqu'à l'époque où la glande s'étale en disque et en coupe, puis diminuent de quantité aux stades ultérieurs.

II. Tannoïdes.

Sur le frais, par l'action des sels de fer sur les glandes à lupuline déjà âgées, on obtient la précipitation dans leurs cellules de masses amorphes de couleur verdâtre et qui doivent être rapportées à des tannoïdes (fig. 11, 12). On sait que sous ce nom, on réunit un ensemble de substances sans doute très différentes les unes des autres au point de vue chimique. Les tannoïdes que renferment les glandes à lupuline sont colorables encore sur le frais par le bleu de méthylène ; ils sont solubles dans l'eau, un peu solubles dans l'alcool, ils ne sont parfois conservés qu'imparfaitement par la plupart des méthodes cytologiques. Un certain nombre de méthodes mitochondriales et de méthodes usuelles les préservent cependant : ils se montrent alors teints en noir par celles qui comportent l'emploi de l'acide osmique, en jaune par celles où interviennent le bichromate de potasse ou l'acide chromique ; les fixateurs à base de bichromate de potasse ou d'acétate de cuivre, substances qui précipitent et insolubilisent les tannoïdes, les conservent avec le plus de fidélité ; les liquides de Regaud et de Champy, le picroformol de Hollande sont les fixateurs les plus propres à l'étude des tannoïdes. Après insolubilisation par l'acétate de cuivre, ils se colorent en noirâtre par les sels de fer.

Les tannoïdes des glandes à lupuline offrent dans leur distribution un caractère général qui les distingue nettement des lipoïdes : alors que ces derniers sont plongés directement dans le cytoplasme, les tannoïdes sont en solution dans des vacuoles. Cette remarque est pratiquement importante pour distinguer les tannoïdes des lipoïdes dans des préparations fixées et éviter la confusion contre laquelle Dangeard (1) puis Guilliermond (2) ont mis en garde les cytologistes.

Dans les glandes à lupuline encore jeunes, les tannoïdes occupent des vacuoles plus ou moins allongées, parfois anastomosées en réseaux lâches, et de petites vacuoles arrondies (fig. 5, 8). Ces différentes formes correspondent à celles qui ont été décrites par Dangeard comme représentant divers aspects de l'appareil vacuolaire dans ses phases de jeunesse. Après fixation, les tannoïdes des vacuoles allongées se montrent le plus souvent sous l'aspect d'un précipité ayant conservé la forme des vacuoles qu'ils remplissent entièrement ou dont ils occupent l'axe ; dans les vacuoles arrondies ils sont précipités par les fixateurs sous la forme d'un globule qui remplit tout ou partie de la cavité de la vacuole. Il importe de ne pas confondre les axes colorables des vacuoles allongées ou les corpuscules précipités au sein des vacuoles arrondies avec les formes filamenteuses ou granuleuses que revêtent les lipoïdes. On distinguera les formations d'origine vacuolaire à ce qu'elles sont moins colorables et à ce qu'elles se montrent chacune entourée d'une auréole claire vestige de la vacuole primitive. De plus, les formations lipoïdiques sont toujours absentes dans les préparations traitées selon les méthodes usuelles, alors que les tannoïdes des vacuoles peuvent être conservés par elles.

---

(1) Dangeard (P. A.). — Nouvelles observations sur la nature du chondriome chez les plantes et ses rapports avec le système vacuolaire (*B. S. B. F.*, T. 63, pp. 179, 187, 1916).

(2) Guilliermond (A.). — Caractères différentiels de l'appareil vacuolaire et du chondriome dans la cellule végétale (*C. R. Soc. Biol.*, T. 83, p. 1435, 1920).

Plus tard, alors que la glande a déjà pris la forme discoïde, les petites vacuoles à tannoïdes confluent en vacuoles plus grandes, elles-mêmes confondues bientôt en une grande vacuole centrale, qui prend de plus en plus d'importance au fur et à mesure que la glande vieillit (fig. 6, 7, 9). Dans les glandes très âgées, la vacuole centrale peut encore renfermer des tannoïdes.

Les tannoïdes des glandes à lupuline se présentent donc en solution dans des vacuoles de petite taille, souvent allongées ou en réseau dans la jeunesse, plus tard dans des vacuoles plus volumineuses : apparus dans la glande encore jeune, ils persistent jusque dans les glandes très âgées.

III. Essences et résines.

Sans distinguer les essences des résines dans les glandes à lupuline, nous désignons par l'expression essences et résines, des substances présentes sous la cuticule de ces glandes ou dans le protoplasme de leurs cellules et offrant les caractères généraux des essences et des résines. En particulier on peut les colorer sur le frais par la teinture d'Alkanna (fig. 13), la cyanine (fig. 14), l'acétate de cuivre. Leur solubilité dans l'alcool et les hydrocarbures rend leur préservation infidèle par les méthodes ordinaires de la cytologie, mais elle n'est pas non plus assurée par les méthodes mitochondriales. L'emploi du bichromate de potasse, de l'acétate de cuivre, qui les précipitent, facilite leur conservation. Après fixation, on peut les colorer par un grand nombre de colorants usuels, tels que hématoxyline, fuchsine acide, bleu de méthylène, bleu polychrome, cyanine.

Les essences et résines font défaut dans les jeunes glandes à lupuline, riches au contraire en lipoïdes : on ne les trouve abondantes que dans les glandes déjà en coupe dont les cellules sont pourvues chacune d'une ou de plusieurs grandes vacuoles renfermant des tannins. C'est dans le protoplasme, entre les vacuoles à tannoïdes ou autour de la grande vacuole tannifère centrale, que les essences et résines sont disposées, sous forme de globules toujours plus gros que les formes granuleuses des lipoïdes (fig. 9). En raison de leur taille assez grande, ils laissent dans le cytoplasme, quand ils ont été dissous par les réactifs, des cavités régulières, bien visibles qui marquent la place qu'ils occupaient au moment de leur disparition.

Dans la glande assez âgée, quand le protoplasme ne constitue plus qu'une couche périphérique mince, les globules d'essences et résines forment une couronne autour de la vacuole centrale (fig. 10).

Quand la glande est très vieille, les essences et résines deviennent moins colorables ; en même temps, les globules changent d'aspect : dans chacun d'eux une partie des essences et résines semble disparaître ; il est alors représenté par une cavité creusée dans le protoplasme renfermant les essences et résines sous la forme d'une calotte périphérique ou d'un petit globule latéral. A ce stade, les essences et résines ont déjà quitté en partie le protoplasme et se sont rendues sous la cuticule épaisse qui tapisse le fond de la coupe que forme la glande (fig. 11). Là, après coloration vitale, on les trouve à l'état de globules ; dans les préparations fixées et colorées, elles se présentent sous forme de réseaux délicats, peu colorables, dans les trabécules desquels sont logés parfois des granules plus colorables. Dans les cellules de la glande, le protoplasme ne tarde pas à entrer en dégénérescence.

Les essences et résines des glandes à lupuline se présentent donc sous forme de globules qu'on trouve dans le protoplasme des cellules des glandes déjà avancées dans leur évolution et dans celui des glandes très âgées jusqu'à leur passage sous la cuticule.

Telle est, au cours du développement des glandes à lupuline, l'évolution des éléments de leur cytoplasme dont nous nous sommes proposés de suivre l'histoire. Ils constituent trois groupes de substances, très différentes les unes des autres par leurs caractères histochimiques, et, morphologiquement, indépendantes les unes des autres : aux tannoïdes, apparus de bonne heure, présents encore jusqu'à un âge très avancé, et dissous dans l'eau des vacuoles, s'opposent les lipoïdes, en granules minuscules et filaments ténus, abondants surtout à l'époque qui suit la toute première jeunesse des glandes, et les essences et résines, en globules de taille relativement élevée, plongés directement dans le cytoplasme, comme les éléments lipoïdiques, mais venus tardivement, après la phase de développement maximum des lipoïdes, et acquérant toute leur importance au moment où les lipoïdes eux-mêmes perdent la leur. Dans les glandes très âgées, les lipoïdes paraissent avoir disparu complètement, les tannoïdes se montrent encore présents dans les vacuoles, et les essences et *résines* passent sous la cuticule ; le passage des essences et résines dans la cavité sous-cuticulaire doit se faire par filtration au travers du protoplasme et de la membrane, devenus perméables à ces produits.

Les faits qui précèdent sont en contradiction avec les idées couramment adoptées à la suite de Tschirsch et de ses élèves concernant la formation des résines ; ils s'opposent également aux conclusions d'un travail très récent de Politis sur l'origine des essences.

D'importantes recherches ont conduit Tschirsch (1) et ses élèves à admettre que les *membranes* des cellules sécrétrices de résines jouent un rôle très important dans l'élaboration de ces substances : les résines se formeraient dans une couche spéciale de la membrane, dite couche résinogène, formée par la fusion intime de la partie interne de la membrane et de la couche périphérique du protoplasma. Nos observations, dans le cas des glandes à lupuline, parlent formellement contre cette manière de voir. Nous avons coloré, dans le protoplasme même des cellules glandulaires, des essences et résines ; nous avons retrouvé ces corps sous la cuticule sans que la membrane ait paru être altérée morphologiquement et sans qu'elle nous ait paru subir de modification chimique. Elle peut toutefois n'être pas passive dans la filtration des essences et résines, soit en opérant un choix parmi elles, soit en intervenant dans leurs transformations ; mais aucune de ses parties ne mérite d'être considérée comme le foyer de leur production. Les essences et résines, nées dans le protoplasme, formées aux dépens des éléments de ce dernier, ne proviennent pas de la transformation exclusive de substances contenues dans la membrane.

---

(1) TSCHIRSCH. — Die Harze und die Harzbehälter, Berlin (Bornträger), 1900 — cité d'après *Rev. gén. Bot.*, p. 444., 1905.

Elles ne nous paraissent pas davantage provenir, comme le soutient Politis (1), de la transformation des tannins. Politis décrit de la manière suivante l'histoire générale des glandes sécrétrices d'essences : les mitochondries sécréteraient des tannins qui, ultérieurement, se transformeraient en essences : « Certaines essences proviendraient d'une modification du tannin. Ces matières sont élaborées au sein de mitochondries qui se trouvent toujours nombreuses dans les poils sécréteurs que nous avons examinés. »

Une confusion régnait il y a quelques années entre les formes allongées des jeunes vacuoles et les formes filamenteuses des mitochondries, entre les formes arrondies des vacuoles minuscules et les mitochondries granuleuses ; l'origine d'un certain nombre de produits, tannins, anthocyane, métachromatine, tenus en solution dans le liquide des vacuoles était attribuée aux mitochondries ; cette opinion n'est plus soutenable aujourd'hui (Dangeard, Guilliermond) ; elle ne pourrait être reprise qu'en montrant que les formes jeunes des vacuoles dérivent directement des éléments mitochondriaux ; Politis, en soutenant l'origine des tannins des cellules sécrétrices aux dépens des mitochondries, a négligé de fournir cette preuve. Aussi considérons-nous l'évolution des tannoïdes dans les glandes à lupuline comme morphologiquement indépendante de celle des lipoïdes. Elle nous paraît aussi sans relation directe avec celle des essences ; nous avons vu que les huiles essentielles ont dans les cellules à lupuline une localisation toute différente de celle des tannoïdes, ce qui interdit de croire à une substitution sur place d'une de ces substances aux autres ; d'autre part, du tannin persiste dans les grandes vacuoles des glandes très âgées alors que les essences et résines sont déjà abondantes sous la cuticule.

L'origine des essences et résines des glandes à lupuline nous paraît donc ne devoir être cherchée ni dans les substances de la membrane, comme le soutient Tschirsch, ni dans les tannins, comme le défend Politis. Nos observations seraient plutôt favorables à une relation entre les essences et résines d'une part, les lipoïdes, d'autre part : les lipoïdes, abondants d'abord, disparaissent alors que les essences et résines prennent à leur tour de l'importance.

Nous ne pensons d'ailleurs pas que les formations lipoïdiques des glandes à lupuline se comportent comme des organites élaborateurs d'essences et de résines : nos observations ne nous autorisent pas à leur faire jouer ce rôle. Nous sommes disposés à croire que les mitochondries que nous avons observées dans les glandes à lupuline constituent un état figuré de substances sans individualité propre, pouvant entrer en union avec les substances protoplasmiques ou s'en séparer, selon les conditions de milieu, disparaître pour le morphologiste ou réapparaître sous la forme de grains ou de filaments sous l'influence de causes physico-chimiques ne différant pas de celles qui valent aux vacuoles leurs formes arrondies ou allongées.

---

(1) Politis (J.). Du rôle du chondriome dans la formation des essences dans les plantes (*C. R. Ac. Sc.*, T. 173, pp. 98-100, 11 juillet 1921).

Mais si les lipoïdes ne constituent pas des organites durables, élaborant en leur sein des essences et des résines, leur substance peut être engagée dans des réactions se terminant par la production d'essences et de résines, de sorte que l'enrichissement de la cellule en ces derniers corps entraîne un appauvrissement en composés lipoïdiques. D'autre part, les lipoïdes, quittant l'état figuré, pourraient se répandre dans le protoplasme et en modifier la perméabilité : solvants des essences et résines, ils permettraient le passage de ces substances à travers le protoplasme et par suite leur sortie de la cellule. Ainsi seraient expliqués la formation des essences et résines au sein du protoplasma et leur passage au travers de ce dernier à l'extérieur de la cellule.

EXPLICATION DES PLANCHES

Fig 1, 2, 3, 4. — Lipoïdes dans les jeunes glandes à lupuline. (Fixateur de Champy, coloration à l'hématoxyline de Heidenhain).

Fig. 5, 6, 7. — Lipoïdes et tannoïdes dans des glandes d'âge moyen (Fig. 5 et 6 : Fixateur de Champy, hématoxyline de Heidenhain ; fig. 7 : méthode IV de Regaud).

Fig. 8. — Tannoïdes dans une glande d'âge moyen (Fixation au Picroformol de Duboscq, coloration au bleu polychrome).

Fig. 9. — Tannoïdes, essences et résines dans une glande plus âgée (Fixateur de Regaud, coloration à la fuchsine acide selon le procédé de Galeotti).

Fig. 10. — Tannoïdes, essences et résines dans une glande très âgée (Fixation et mordançage d'après la méthode de Champy-Kull, coloration à l'hématoxyline de Heidenhain).

Fig. 11 et 12. — Tannoïdes colorés sur le frais par le perchlorure de fer.

Fig. 13. — Essences et résines, colorées sur le frais par la teinture d'Alkanna.

Fig. 14. — Essences et résines, colorées sur le frais par la cyanine.

L'INULINE DANS LES PLANTES GREFFÉES

LA

GREFFE SOLEIL ANNUEL-TOPINAMBOUR

par M. H. COLIN

(suite et fin)

LA GREFFE SOLEIL SUR TOPINAMBOUR. Les anciens auteurs s'intéressaient davantage à la greffe inverse : nombreux sont les expérimentateurs qui ont espéré que le Soleil annuel greffé en Topinambour produirait des tubercules. Aujourd'hui même, M. L. Daniel parle encore de la tuberculisation du Soleil (1). En réalité, il n'y a rien de commun entre un tubercule et le bourrelet volumineux dont l'hypobiote Soleil fait à lui seul tous les frais : on ne saurait parler ni de tuberculisation ni même de tubérisation puisque le bourrelet est fortement lignifié ; il y a simplement hypertrophie des tissus normaux du Soleil. Le Topinambour, en effet, se développe bien sur le Soleil ; il élabore donc normalement ses hydrates de carbone qui se trouvent très à l'étroit dans la tige et passent dans le sujet. Je suis loin de penser, que l'hypertrophie de l'*Helianthus annuus* prouve qu'il ne peut utiliser l'inuline de l'épibiote (2).

L'aspect de la greffe Soleil annuel sur Topinambour est tout autre. Le greffon ne renferme que peu de matériaux hydrocarbonés solubles : l'hypobiote Topinambour est donc mal alimenté ; en fin de saison, son diamètre se trouve très inférieur à celui de l'épibiote. La plante, dans ces conditions, est toujours chétive et ne produit que peu de tubercules ; beaucoup de ceux-ci restent petits, faute de matériaux nutritifs.

(1) L. DANIEL. (*Loc. cit.*, p. 371).

(2) A propos de la greffe *Helianthus multiflorus* sur *Helianthus annuus*, de tout point semblable à la greffe Topinambour sur Soleil, M. L. Daniel écrit : « L'hypobiote ne peut utiliser l'inuline et se tuberculise ». (*Loc. cit.*, p. 371).

D'ailleurs, pour ce qu'elle nous apprend de la nature des hydrocarbones de part et d'autre du bourrelet, la greffe Soleil sur Topinambour est aussi précieuse que la greffe inverse. Dans les deux cas, même discontinuité chimique entre le sujet et le greffon, attestant que chacun des symbiotes entend garder sa physionomie propre.

Ces questions ne m'intéressaient qu'en second lieu à l'époque où j'entrepris ces expériences de greffage. J'étais, avant tout, préoccupé de la genèse de l'inuline chez les végétaux. Frappé de l'absence constante d'inuline dans les feuilles et les parenchymes verts, n'y rencontrant, dans le cas du Topinambour, que de l'amidon, du saccharose et un peu de sucre réducteur, j'étais amené à conclure que l'inuline se forme aux dépens de ces principes dextrogyres (1). L'analyse d'autres plantes à inuline, très différentes du Topinambour — Chicorée, Dahlia, Aunée, Barkhausie — ne fit que confirmer cette façon de voir. Les conceptions de certains auteurs (2) qui voient dans l'inuline un produit immédiat de l'assimilation chlorophyllienne n'ont aucun fondement dans la réalité et reposent sur des analyses erronées. On ne peut, comme le fait M. L. Daniel (3), parler « des produits lévogyres fabriqués par la chlorophylle du Topinambour » sans substituer aux données les plus certaines des vues de pure théorie.

La notion exacte reste celle des grands Botanistes, de Sachs, de Van Tieghem, pour qui l'amidon chlorophyllien était la matière initiale des réserves hydrocarbonées les plus variées. Sans doute, on a généralisé trop vite quelques faits dûment observés : l'amidon n'est pas nécessairement présent dans toutes les feuilles ; si les cellules vertes de la Pomme de terre en sont farcies, les chloroleucites des feuilles adultes de Betterave, de Chicorée n'en renferment que très peu, dans les conditions normales. Mais cette réserve faite, l'ancienne conception garde toute sa valeur ; les parenchymes verts n'élaborent jamais qu'un petit nombre de principes hydrocarbonés, amidon, sucre cristallisable et leurs produits d'hydrolyse, aux dépens desquels se constituent finalement tous les polysaccharides et les polyoses complexes, glucosanes ou lévulosanes.

---

(1) H. Colin (*C. R. Ac. Sc.*, t. 166, 1918, p. 224).

(2) Grafe et Vouk (*Biochem. Zeitschr.*, t. 43, 1912, p. 424 et t. 47, 1912, p. 320).

(3) L. Daniel (*C. R. Ac. Sc.*, t. 166, 1918, p. 857).

Pour montrer que telle est bien l'origine de l'inuline des tubercules de Topinambour, je m'appliquai à découvrir parmi les *Helianthus*, tous susceptibles d'être greffés sur le Topinambour, une espèce dépourvue d'inuline et ne renfermant que des principes hydrocarbonés dextrogyres. Wöchting et d'autres expérimentateurs avaient affirmé déjà que le Soleil annuel ne contient pas d'inuline. Des analyses rigoureuses m'apprirent, en outre, que les feuilles de l'*Helianthus annuus* possèdent les mêmes hydrates de carbone que les feuilles du Soleil; de plus, la tige, à tous les niveaux, n'offre pas d'autres principes hydrocarbonés solubles que du saccharose et des sucres réducteurs en proportion telle que le pouvoir rotatoire du mélange est positif.

Il n'y avait plus qu'à expérimenter. Les plantes, hautes de 0^{m}.80, furent greffées, fin juin, au voisinage du sommet; pendant toute la durée de l'expérience, on prit soin de supprimer, sur le sujet, feuilles et bourgeons: de cette façon, le greffon seul alimentait l'hypobiote en principes organiques.

On connaît le résultat de ces expériences : à la maturité, les sujets Topinambour portaient quelques tubercules un peu allongés mais pourvus des mêmes hydrates de carbone que les tubercules des plantes non greffées; l'inuline et ses satellites étaient présents dans l'hypobiote, tout comme dans une tige autonome; on n'en trouvait plus trace dès qu'on pénétrait dans l'épibiote; l'analyse ne décelait plus alors que du saccharose et du sucre réducteur.

J'ai donc conclu de ces faits que les sucres de l'*Helianthus annuus*, dextrogyres dans l'ensemble, étaient transformés en inuline à l'intérieur de la tige de Topinambour.

Etant donnée la composition des feuilles de l'*Helianthus tuberosus*, cette conclusion ne saurait provoquer la moindre surprise. Ce qui est remarquable, c'est la discontinuité physiologique observée au niveau du bourrelet et qui se manifeste aussi nettement que si l'on procédait à l'analyse d'une tige de Topinambour et d'un rameau de Soleil rapportés bout à bout. En fin de saison, l'inuline est présente tout le long de la tige du Topinambour; les organes souterrains, de même que la partie inférieure de la tige, se trouvant saturés et les feuilles continuant à assimiler, la condensation des sucres s'opère à tous les niveaux; rien de semblable ne s'observe sur les plantes greffées ; l'inuline reste confinée dans le Topinambour, sans jamais se répandre dans la tige du Soleil.

En supprimant, au moment du greffage, l'appareil assimilateur du sujet, j'avais pour but de placer l'hypobiote dans l'obligation d'assimiler les substances organiques élaborées par l'épibiote. Je considérais comme évident que, dans ces conditions, le greffon alimentait le porte-greffe.

M. Daniel estime, au contraire, que dans mes expériences, les sucres dextrogyres délivrés par le Soleil annuel au Topinambour et transformés par celui-ci en inuline sont en quantité négligeable, « d'ordre infinitésimal » (1). Voici donc une greffe singulière où le bourrelet jouerait le rôle d'une décortication annulaire complète.

Il est certain que l'*Helianthus annuus*, avec son système ligneux très développé, ses graines nombreuses et énormes, convient mal pour alimenter une plante à réserves solubles et emmagasinées dans des organes souterrains ; aussi la tuberculisation est-elle réduite chez les Topinambours entés en Soleil annuel. Mais parce que le greffon subvient difficilement aux besoins du porte-greffe, s'ensuit-il qu'il ne lui apporte rien ? D'où viendraient alors l'inuline et les autres principes organiques présents dans la tige et les tubercules au moment de la récolte ?

Pour M. L. Daniel, « l'inuline du Topinambour greffé ne peut avoir que deux origines : 1° elle dérive en entier des produits lévogyres fabriqués par la chlorophylle du sujet dont le travail n'est pas négligeable quand la tige a 0m,80 de longueur et aussi du travail des drageons émis continuellement par le sujet et difficiles à supprimer sans qu'ils aient assimilé, quelle que soit la surveillance exercée ; 2° ou bien elle provient, en partie seulement, de ces sources et, pour l'autre partie, du déplacement des réserves du tubercule primitif qui se comporte alors à la façon de la Pomme de terre, émettant de petits tubercules aux dépens d'un plus ancien à la suite d'à-coups de végétation ou de conditions spéciales entravant son développement normal » (2).

Personne ne croira qu'il soit impossible de s'opposer au développement des bourgeons du sujet, quelle que soit l'obstination de celui-ci à donner des rejets après décapitation de la tige.

---

(1) L. Daniel. *Loc. cit.* (p. 475).

(2) L. Daniel. (*C. R. Ac. Sc.*, t. 172, 1921, p. 612).

Quant au rôle de l'écorce, M. L. Daniel l'exagère manifestement. Dans mes premières expériences, les Topinambours furent greffés, en effet, à $0^{m}.80$ du sol ; la tige avait moins de deux centimètres de diamètre. La surface du parenchyme vert de l'écorce était donc au maximum de 1,6 dm.^{2} soit environ la moitié de la superficie totale d'une feuille adulte de Topinambour. Tout le gain de matière organique réalisé par le sujet, de l'époque du greffage à celle de la récolte et consigné dans la tige, les racines et les tubercules serait imputable à l'action assimilatrice de cette demi-feuille ! Et il faut, en outre, tenir compte du sucre brûlé dans la respiration pendant toute la durée de l'expérience. Si encore il s'agissait de parenchymes jeunes ! mais à la base de la tige, l'épiderme décoloré et bruni a perdu la plus grande partie de son pouvoir assimilateur.

Faut-il donc faire appel au tubercule-mère ? Celui-ci, à la différence de ce qui se passe pour la Pomme de terre, se retrouve rarement à l'époque de l'arrachage. Mis en terre, il se ramollit rapidement et se vide à mesure que la tige se développe ; il finit par devenir spongieux et, le plus souvent, tombe en putréfaction. Voici une série de dosages effectués en mai et juin sur des Topinambours se développant d'une façon normale en pleine terre et que l'on arrachait pour analyser le tubercule primitif. On s'est contenté de doser le sucre réducteur libre et le sucre total après inversion chlorhydrique.

HYDRATES DE CARBONE DES TUBERCULES DE TOPINAMBOUR

DATE DES ANALYSES	HAUTEUR DE LA TIGE	RÉDUCTEUR p. 100	SUCRE TOTAL p. 100
20 V	0 m. 15	0,50	9,74
24 »	0 m. 30	1,71	6,50
27 »	0 m. 35	1,73	6,31
28 »	0 m. 50	1,60	6,20
5 VI	0 m. 60	1,11	5,01
7 »	0 m. 70	1,33	4,45
8 »	0 m. 90	1,47	4,08
11 »	1 m. 00	0,88	2,20
16 »	1 m. 20	0,60	1,50
18 »	1 m. 40	0,13	0,40

On voit qu'à la mi-juin, lorsque les tiges atteignent et dépassent 1 m., les tubercules ont rempli leur rôle et sont bien près d'être vidés. A ce moment, la plante ne possède pas encore de tubercules nouveaux, tout au plus quelques stolons commencent-ils à se renfler. Je ne puis donc comprendre ce que veut dire M. L. Daniel lorsqu'il parle du tubercule primitif du Topinambour « qui se comporte alors à la façon de la Pomme de terre, émettant de petits tubercules aux dépens d'un plus ancien à la suite d'à-coups de végétation ou de conditions spéciales entravant son développement. » Les tubercules que j'ai récoltés sur les Topinambours greffés en Soleil étaient reliés à la tige même du sujet et ne dépendaient nullement de l'ancien tubercule d'ailleurs depuis longtemps résorbé.

Evidemment, une partie des réserves du tubercule primitif est passée dans la tige pour l'alimenter tant qu'elle a végété sous terre ; cela est antérieur à l'époque du greffage. Il reste qu'entre ce moment et celui de la récolte, le sujet, tige et partie souterraine, a réalisé un gain de substance qui n'est nullement en rapport avec ses moyens propres de production, son appareil assimilateur étant réduit à la seule écorce ; il l'a donc reçu de l'épibiote Soleil.

Que peut, contre ces données, l'argumentation indirecte de M. L. Daniel? Voici le raisonnement de l'auteur. Si le Topinambour, dit-il, est alimenté par l'épibiote Soleil, « la valeur des réserves du sujet considéré chez des exemplaires différents doit être proportionnelle sensiblement au développement et aux poids relatifs des greffons à la fin de la végétation de ceux-ci » (1). Or cela n'est pas : donc le Topinambour greffé en Soleil ne reçoit rien de l'épibiote. Et M. Daniel cite à l'appui les résultats suivants (2). (v. tableau p. 208.)

Pour les plantes autonomes, il est inexact que le poids des réserves souterraines soit proportionnel au développement des organes aériens. Chacun sait qu'une frondaison exagérée, conséquence du manque de lumière, de l'excès d'humidité, de la pléthore d'engrais azotés, nuit au rendement en racines et en tubercules. Avec les plantes greffées, il faut tenir compte, en outre, de la configuration du bourrelet et, dans le cas du Topinambour enté

---

(1) L. Daniel. (*C. R. Ac. Sc.*, t. 172, 1921, p. 610).

(2) L. Daniel. Bull. Recherches et Inventions, p. 466, août 1921).

GREFFES DE SOLEIL SUR TOPINAMBOUR

Épibiote							Hypobiote				
Numéros des Greffes	Hauteur	Nombre de feuilles	Nombre de rameaux	Nombre de capitules	Diamètre	Poids total	Longueur	Diamètre	Nombre de tubercules	Poids total	Poids du plus gros tubercule
					mm.	gram.	cm.			gram.	gram.
1	80	25	7	8	20	280	12	10	5	75	40
2	95	25	6	7	30	310	14	11	7	145	55
3	53	11	0	1	9	96	17	8	6	80	22
4	55	5	0	1	12	75	12	8	5	85	43
5	65	8	3	3	15	190	9	10	5	117	35
6	70	15	5	6	15	227	11	11	5	100	35
7	66	6	3	4	10	80	15	5	3	63	32
8	50	4	1	2	10	90	15	6	5	90	40
9	70	7	3	4	8	125	12	10	3	95	43
10	50	6	2	3	12	68	13	5	3	78	30
11	70	8	5	6	17	185	10	10	4	120	43

avec un Soleil annuel, du nombre des inflorescences de l'épibiote et du poids des graines.

Mais pour couper court à ces objections, j'ai greffé cette année de très bonne heure et plus près du sol; j'ai supprimé sur les sujets feuilles et bourgeons : privé de son appareil assimilateur, l'hypobiote Topinambour se trouvait donc sous la dépendance exclusive de l'épibiote Soleil. De plus, en vue de réduire l'apport du tubercule-mère, j'ai mis en terre de petits tubercules ou même de simples fragments de tubercules possédant un bourgeon. Les circonstances furent, cette année 1921, des plus défavorables : chaleur extrême, sécheresse, sol peu fertile d'un jardin intérieur — j'ai opéré moi-même dans le jardin des Carmes. En dépit de ces difficultés, les Topinambours greffés en Soleil annuel ont donné des tubercules.

Je me bornerai à la description de quelques exemplaires choisis à dessein parmi les types les plus divers.

I. — Plante de 1 m. 60

Sujet	longueur 0 m. 40	poids total 72 gr.	tige : 17 gr. 3 tubercules de 17, 10, 6 gr. racines et petits tubercules : 24 gr.
Greffon	longueur : 1 m. 20 ; inflorescence volumineuse ; 38 feuilles.		

II. — Plante de 1 m. 10

Sujet	longueur 0 m. 22	poids total 72 gr.	tige : 17 gr. 2 gros tubercules de 23, 17 gr. racines et petits tubercules : 18 gr.
Greffon	longueur : 0 m. 88 ; inflorescence petite ; 28 feuilles.		

III. — Plante de 1 m. 06

Sujet	longueur 0 m. 03	poids total 26 gr.	tige : 2 gr. 4 tubercules de 12, 2, 2, 1 gr. racines : 7 gr.
Greffon	longueur : 1 m. 03 ; inflorescence moyenne ; 24 feuilles.		

IV. — Plante de 0 m. 95

Sujet	longueur 0 m. 03	poids total 40 gr.	tige : 3 gr. 4 tubercules de 16, 6, 4, 3 gr. racines : 8 gr.
Greffon	longueur : 0 m. 92 ; inflorescence moyenne ; 23 feuilles.		

V. — Plante de 0 m. 80

Sujet	longueur 0 m. 34	poids total 85 gr.	tige : 10 gr. 7 tubercules de 12, 9, 8, 8, 7, 5, 4 gr. racines : 22 gr.
Greffon	longueur : 0 m. 46 ; très petite inflorescence ; 24 feuilles.		

Sur le nombre, j'ai obtenu quelques plantes chétives qui n'ont pas tuberculisé mais le fait s'est présenté aussi bien et même plus fréquemment chez les sujets greffés à une plus grande distance du sol.

Au moment du greffage, le porte-greffe, tige et racine, ne pesait que quelques grammes ; le gain de substance au cours de la période de végétation est évident. C'est la preuve que l'épibiote Soleil alimente l'hypobiote Topinambour, parcimonieusement, il est vrai, comme le peut faire une plante pauvre en hydrates de carbone solubles.

Il en résulte que les hydrates de carbone du Soleil, dextrogyres dans l'ensemble, peuvent franchir le bourrelet de la greffe et servir de matière première au mélange fortement lévogyre, à base d'inuline, qui caractérise la tige et les tubercules du Topinambour.

1. TOPINAMBOUR ET SOLEIL AUTONOMES

Organes analysés		Topinambour					Soleil annuel				
		$[\alpha_1]$	Hydrates de carbone p. 100 du poids frais				$[\alpha_1]$	Hydrates de carbone p. 100			
			Réducteur	Saccharose	Amidon	Inuline		Réducteur	Saccharose	Amidon	Inuline
Feuilles	parenchyme vert	+ 1	0,09	0,15	1,84	0	+ 5	0,74	0,60	0,53	0
	nervures secondaires	+ 1	0,12	0,09	1,80	0	+ 21	1,88	0,40	0,25	0
	nervure médiane	+ 2	0,31	0 16	0,93	0					
	pétiole	+ 3	0,24	0,14	0,54	0	+ 17	2,75	1,20	0,20	0
Tige	sommet	+ 29	0,54	0,22	0.15	0	+ 7	0,57	0,70		0
	milieu	+ 2	0,20	0,30	0,10	0,50	+ 10	0 24	0,13		0
	base	15	0,08	0,40	0	1,86	+ 10	0,24	0,15		0
Graines		+ 27	0,01	2,47	0	0	+ 68		2,30	0	0
Racine pivotante		− 19	0.09	0,57	0	4,39	+ 12	0,05	0,15	0	0
Stolons		− 20	0 07	0,75	0	6,57					
Petits tubercules		20	0,07	0,85	0	7,42					
Gros tubercules		20	0,06	0,54	0	6,31					

II. TOPINAMBOUR ET SOLEIL GREFFÉS

ORGANES ANALYSÉS		SOLEIL SUR TOPINAMBOUR					TOPINAMBOUR SUR SOLEIL				
		$[\alpha_1]$	HYDRATES DE CARBONE p. 100 DU POIDS FRAIS				$[\alpha_1]$	HYDRATES DE CARBONE p. 100			
			Réducteur	Saccharose	Amidon	Inuline		Réducteur	Saccharose	Amidon	Inuline
EPIBIOTE											
Graines		+ 67		2,25	0	0					
Feuilles	parenchyme	+ 6	0,70	0,57	0,60	0	+ 3	0,12	0,20	1,69	0
	nervures	+ 19	1,70	0,45	0,30	0	+ 4	0,20	0,12	1,10	0
	pétiole	+ 18	2,30	1,20	0,22	0	+ 6	0,30	0,10	1,70	0
Tige		+ 7	1,47	0,70		0	— 14	0,39	0,95		1,80
Bourrelet	greffon	+ 6	1,30	0,65		0	— 12	0,51	1,26		5,06
	sujet	12	0,25	0,32		2,30	+ 30	0,40	0,78		0
HYPOBIOTE											
Tige		— 13	0,42	0,33		2,42	+ 12	0,28	0,19		0
Racines		— 18	0,10	0,60	0	4,05	+ 11	0,06	0,16		0
Tubercules		20	0,05	0,40	0	5,20					

Mentionner ces faits, c'est affirmer que les aptitudes physiologiques essentielles du sujet et du greffon persistent dans la vie symbiotique.

A cet égard, la greffe inverse, Topinambour sur Soleil, n'est pas moins significative. Ici le sujet est souvent hypertrophié ; on ne peut nier qu'il ne soit copieusement sustenté par le greffon. Or, c'est de l'inuline que le Topinambour apporte au sujet et le Soleil n'en présente pas trace : tous les hydrocarbones de l'hypobiote, insolubles (cellulose lignifiée) ou solubles (saccharose et sucres réducteurs) sont dextrogyres : cela tout le long du sujet et à l'intérieur du bourrelet lui-même.

Et qui plus est, dans un cas comme dans l'autre, dans la greffe Topinambour sur Soleil annuel ou dans le cas inverse, on passe *brusquement* du Soleil au Topinambour sans qu'il y ait de zone intermédiaire où la proportion d'inuline irait en diminuant.

Ce n'est pas là, d'ailleurs, un phénomène unique, propre aux plantes greffées. D'un organe à l'autre, sur le même individu, on observe de semblables discontinuités physiologiques. Dans la Chicorée, par exemple, le suc, dextrogyre à la base même des pétioles, devient fortement lévogyre dès les premières assises du collet : les pétioles ne renferment pas trace d'inuline, les cellules du collet en sont saturées (1). Les sucres réducteurs qui abondent dans les pétioles des feuilles de Betterave font place au sucre cristallisable sitôt qu'on pénètre dans le collet (2). L'acidité des feuilles d'Oseille s'évanouit au seuil de la racine : dans la Rhubarbe, le titre acidimétrique tombe brusquement au niveau de l'insertion du pétiole sur la souche.

Si de telles différences physiologiques se manifestent normalement entre les organes d'une même plante, comment s'étonner que, dans la greffe, deux symbiotes d'espèce différente n'abdiquent pas leur chimisme propre ?

CONCLUSION. Dans ce travail, j'ai fait constamment abstraction des théories sur la greffe pour m'en tenir au rôle du chimiste qui enregistre les faits et les laisse parler d'eux-mêmes.

Pour toute conclusion, je donnerai une vue d'ensemble de la teneur en hydrates de carbone et des variations du signe optique du suc dans les différents organes du Topinambour et du Soleil *autonomes* ou *greffés*. (Voir les tableaux pages 210 et 211.)

---

(1) H. COLIN. (*Rev. gén. Bot.*, t. 31, 1919, p. 239).

(2) H. COLIN. Le saccharose dans la Betterave. (*Rev. gén. Bot.*, t. 28, 1916).

De même que l'analyse des plantes normales fait ressortir expressément la notion *d'organes*, — le suc est lévogyre dans les tubercules du Topinambour, dextrogyre dans les graines et les feuilles — de même la discontinuité chimique observée au niveau de la soudure révèle, dans la greffe, la presence de deux *individus* juxtaposés mais non confondus (1).

(1) Les analyses des plantes autonomes sont de la fin de juillet, celles des plantes greffées du mois d'octobre. Je n'ai pas eu à ma disposition les graines du Topinambour lui-même, mais j'ai pu analyser celles, de tous points semblables, de l'*Helianthus Maximiliani* recoltées à Verrières aux Etablissements de Vilmorin. Il m'est agréable, a cette occasion, de remercier M. Jacques de Vilmorin ainsi que le Directeur des recherches, M. Meunissier, pour les matériaux et les renseignements qu'ils m'ont fourni en toutes circonstances. L'*Helianthus Maximiliani* ne donne pas de tubercules, mais ses racines tubérisées renferment les mêmes hydrocarbones que le tubercule deTopinambour. Comme dans ce dernier, le suc change de signe et devient dextrogyre au cours de la période de repos.

LES EUPHORBIÉES
DES
ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

par M. Marcel DENIS

(suite)

Les *Tirucalli* malgaches peuvent se grouper de la façon suivante :

GROUPEMENT NATUREL DES *TIRUCALLI*

• Fruit de 2-3 cm. de diamètre, souvent biloculaire, globuleux, arrondi, non bombé au niveau des cloisons.

Plantes non charnues.

48. ***Euphorbia Intisy* Drke.**

E. Intisy 1900. E. Drake del Castillo (57). — 1905 J. Costantin et J. Gallaud (42) (43). — 1907. J. Palacky (105). — 1907. H. Poisson (121). — 1912. H. Poisson (122).

Arbre de 6-7 m. de haut, atteignant à 1 m. du sol 0^{m},70-0^{m},80 de circonférence, présentant dans le sol des racines en chapelets de tubercules gorgés d'eau. Pas de feuilles ou feuilles très réduites dans le bourgeon terminal et caduques *Rameaux pas charnus cylindriques, lisses, grêles, à lignification précoce*, articulés, plus ou moins dichotomes et d'une couleur vert-sombre caractéristique. Inflorescences en cymes terminales courtes et charnues. Cyathiums unisexués urcéolés à 5 glandes disciformes. 5 faisceaux de 3-4 fleurs mâles à pédoncule articulé près de l'anthère. *Ovaire très souvent biloculaire*. Styles bifides. *Capsule globuleux* déprimée de *2-3^{cm}. de diamètre* s'ouvrant par 4 sillons verticaux ou peu charnue. Graine semi-globuleuse lisse, brune, à caroncule peu développée.

Vernac. Herokazo, Intisy, Herobay.

Madagascar. — *Région du Sud-Ouest : sin. loc.* (Paroisse 36 ! 47 !) (G. Grandidier !) (Alluaud 101 !) (Prudhomme !). — Montagnes de Kokomba (Geay 6381 !). Entre le Fiherenana et l'Onilahy (Geay 4787 !) ; auprès de Tulear montagne du Fiherenana (Geay 4940 ! 4941 !).

Cette espèce peut présenter des formes à rameaux cylindriques à la base et légèrement aplatis au sommet (environs de Fort Dauphin (Geay 6398 ! 6398 bis !). Poisson a créé une variété sur un cas analogue (Famata mainty des Androy cf. Decorse (48) et herb.) L'*E. Intisy* est la seule espèce caoutchoutifère vraiment importante de Madagascar (voir à ce sujet les travaux de Jumelle (78), Girod-Génel (68), Prudhomme (123) et Poisson (121)), malheureusement c'est une plante en voie d'extinction, car elle est toujours coupée et détruite avant la floraison qui ne se produit que lorsque la plante est âgée.

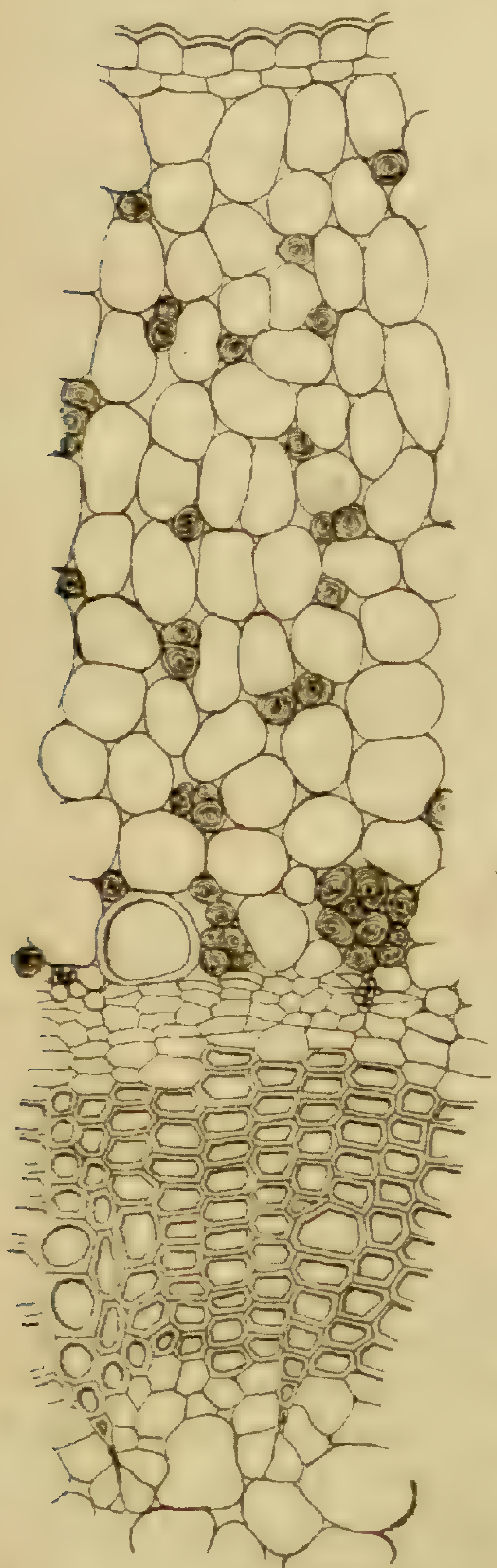


Fig. 24. — Coupe transversale dans une tige d'*Euphorbia Intisy* Drke × 130.

Structure. Cette espèce a été étudiée anatomiquement par G. Fron (64), M. Dubard et R. Viguier (59) (60), J. Costantin et J. Gallaud (42) et H. Poisson (122).

a) Tige. La tige présente des stomates à fente verticale, un hypoderme et une écorce peu importantes. Les fibres, isolées dans la région périphérique deviennent plus nombreuses vers le centre et s'unissent en paquets supra-libériens. Les éléments libéro-ligneux sont très développés. Dans la moelle, constituée par de grandes cellules à méats, il n'y a jamais de fibres (42 pl. VIII).

b) Racine. Il y a 2 types de racines : des racines tuberculisées renfermant des réserves d'eau, des racines non tuberculisées, cylindriques, auxquelles est dévolue la fonction d'absorption. Les premières doivent leur tubérisation à une hypertrophie des cellules de la moelle. L'augmentation de pression osmotique — cause de cette hypertrophie — partie du centre, s'irradie au cours du développement et les cellules de parenchyme qui accompagnent les vaisseaux superposés ou les vaisseaux intermédiaires s'hypertrophient sans se cloisonner. Plus tard, la pression continuant de s'accroître, la disposition structurale primitive s'altère, les différents vaisseaux s'éparpillent entre toutes les cellules turgescentes et constituent un réseau vasculaire plus ou moins anastomosé dans toute l'étendue du tissu aquifère (voir M. Dubard et R. Viguier loc. cit.).

● Fruits plus petits. Plantes charnues.

★ Fleurs femelles présentant un calice persistant et accrescent à la base du fruit.

† Fruit trigone à bords amincis, à coques bombées au niveau des cloisons. Cyathiums à 3 glandes. Plantes à articles charnus.

49. *Euphorbia Decorsei* Drke

E. Decorsei 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Galland* (41) (42). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (121).

Arbre élevé. Rameaux formant des *articles cylindriques* de 6 mm. de diamètre, longs, lisses. Feuilles peu développées (0^c,5-0^{c}6, × 1 c.) linéaires, caduques. Cyathiums unisexués, en glomérules sessiles à 3 glandes elliptiques concaves ne se touchant pas. Cyathophylles courtes, en pointe. Fleur femelle trigone atténuée au sommet, carpelles légèrement bombés au niveau des lignes de suture, 3 pièces calicinales accrescentes et persistantes. Stigmates courts, tordus, bifides. *Capsule trigone à bords amincis à coques très aplaties sauf au niveau des cloisons ou elles se bombent* haut : 5-7 mm., diamètre : 6-10 mm. *et portant en dessous 3 appendices triangulaires lancéolés libres* de 2 mm. Pédoncule fructifère de 7 mm. de long filiforme. Graines lisses obtusément anguleuses à caroncule noire.

Vernac. Famata antand A. Dandouau (45).

Madagascar. — *Région de l'Est* : Fort Dauphin (Decorse).
Région du Centre : Tananarive (venant de graines rapportées du Sud (d'Alleizette 1490).
Région de l'Ouest : Behara (G. Grandidier !).
Région du Sud-Ouest : Bords du Menarandra (G. Grandidier !).

Cette espèce est bien caractérisée par la forme de son fruit. *Structure* voir *E. stenoclada*.

† Fruit globuleux. Cyathium à 5 glandes. Plantes à rameaux épineux.

50. *Euphorbia stenoclada* H. Bn.

E. stenoclada 1887, H. Baillon (7). — 1899, E. Drake del Castillo (56). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud* (41) (42). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). — A. Grandidier ic. Pl. 152* (71). = *E. cirsioides* 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41) (42). — 1907, J. Palacky (105). — H. Poisson (122).

Plante buissonnante de 0m,50 à 1m. Tiges peu épaisses, *charnues*, présentant au moins à l'état jeune *des rameaux transformés en épines* de forme très variable. Pas de feuilles. Cyathiums terminaux unisexués, isolés ou par 2-4, turbinés. Fleurs mâles nombreuses 5 glandes petites, elliptiques concaves, ne se touchant pas. Styles courts. *Fruit globuleux* glabre de 1 cm. environ, arrondi sur le dos *avec des appendices calicinaux* et un long pédicelle mince. Graine lisse à caroncule épaisse.

Vernac. Famata (s), *Famatabotrike* (antand) A. Dandouau (45). *Mosotsy* (Decorse mss.) — *Hamatsé teste* Decary (47).

Madagascar. — *sin. loc.* (Geay 4778 !).
Région de l'Ouest : Behara (G. Grandidier 77 !).
Région du Sud-Ouest : Dunes longeant la mer de Tuléar à la Manomby (Geay 4773). Entre Ambovombé et le Mandraré et sur les plateaux calcaires du Faux Cap. (Geay 6414 !). Environs d'Ampanihy sur les gneiss (Menarandra) (Perrier de la Bathie 9765 !).

Cette Euphorbe se distingue de tous les autres *Tirucalli* malgaches connus par ses rameaux transformés en épines. Elle présente une plasticité considérable qui a induit en erreur Costantin et Gallaud en leur faisant créer sur une forme remarquablement épineuse une nouvelle espèce : *E. cirsioides*. Or, on trouve tous les intermédiaires entre *E. stenoclada* et l'*E. cirsioides* et les diverses formes (*striata, globulosa, lævigata, longespinosa, pterospinosa*) créées par Poisson s'ob-

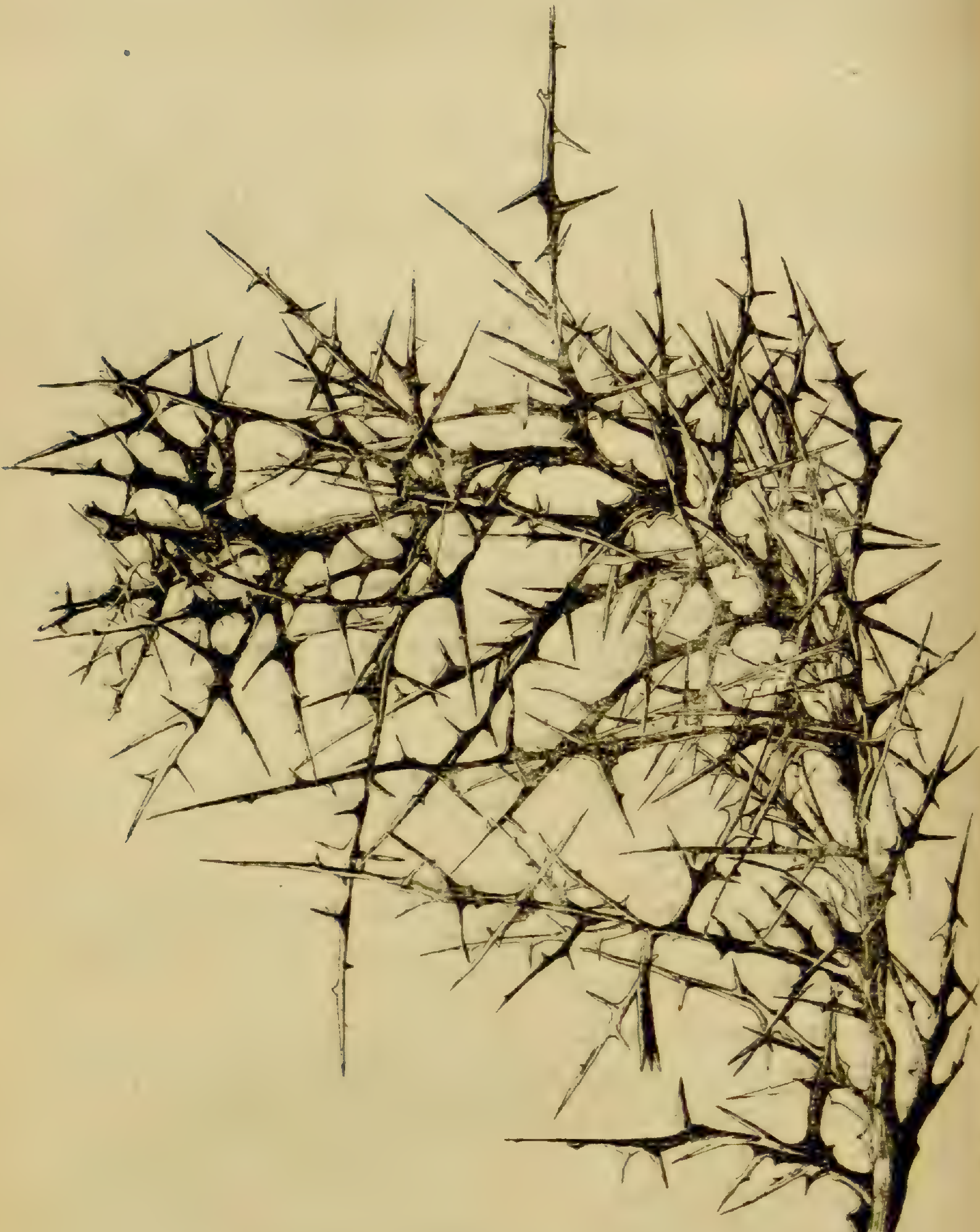


Fig. 25. — Rameau très épineux d'*Euphorbia stenoclada* H. Bn.

servent sur le même individu à différents états du développement. Cette plante n'est d'ailleurs épineuse que sur les jeunes pieds. Sur les rameaux âgés, au sommet de l'arbuste, les rameaux sont cylindriques.

La forme très épineuse dite *E. cirsioides*, surtout abondante au bord de la mer (Viguier (141), Jumelle et Perrier (83)) présente des rameaux âgés cylindriques. R. Decary la considère comme une variété d'*E. stenoclada* (47), c'est tout au plus une forme écogénique.

Structure : Au point de vue structural cette espèce appartient aux *Tirucalli* malgaches possédant des stomates isolés à fente longitudinale et des fibres corticales et médullaires éparses (*E. Decorsei*, *E. stenoclada*, *E. alcicornis*, *E. enterophora*).

★ Fleurs femelles dépourvues de calice. Pas d'appendices à la base du fruit (fleur femelle et fruit inconnus dans l'*E. alcicornis*, mais glandes du cyathium largement obovales).

= 5 glandes dressées formant 5 appendices largement spatulés.

51. *Euphorbia alcicornis* Bkr.

E. alcicornis 1887, J. G. Baker (12). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). – 1907, J. Palacky (105). – 1912, H. Poisson (122).

Arbrisseau dressé, aux rameaux plus ou moins dichotomes, non striés, cylindriques. Pas de feuilles. Derniers rameaux grêles, de 5-7 cm. de long, charnus. Cyathiums unisexués campanulés, en petits glomérules terminaux. 5 *glandes presque aussi hautes que le cyathium formant 5 appendices largement spatulés à bords un peu ondulés, révolutés vers l'intérieur*. 5 bractées. Fleurs mâles en petit nombre. Fleur femelle et fruit inconnus.

Vernac. Tsiankoditra (s. A. Dandouau (45)).

Madagascar. — *sin. loc.* (Baron 1875!). N. O. Imerina (Ampotaka) (Baron (16)).

Espèce facile à reconnaitre par la forme spéciale des glandes de son cyathium mais mal connue. *Structure* (voir *E. stenoclada).*

= Glandes non pourvues d'appendices spatulés. Fruit globuleux non bombé au niveau des cloisons.

Δ Tiges striées avec des stomates à fente verticale localisés dans les cannelures.

52. *Euphorbia Tirucalli* L.

E. Tirucalli 1737, C. Linné (94). — 1747, id. (92). — 1762, id. (93). — 1764, id. (94). — 1784, id. (95). — 1787, id. (96). — 1786, de Lamarck (86). — 1797-1840, C. L. Willdenow (143). — 1819, H. Haworth (73). — 1826, C. Sprengel. (136). — 1834, E. Spach (135). — 1862, E. Boissier (26). - 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland* (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1907, A. Berger (23). — 1912, H. Poisson (122). — non Schweinf. non Forsk. = *E. media* 1909, N. E. Brown (32). = *E. rhipsaloides* 1857, C. Lemaire (88) non Welw. = *Tithymalus arborescens* 1661, L. Plukenet (118). = *Tithymalus indicus frutescens* 1703, C. Commelin (39). = *Tithymalus orientalis articulatus, T. ramosissimus frutescens* 1737, J. Burmann (35). = *Ossifraga lactea* 1730, G. E. Rumphius (127). -- *Tirucalli* 1778, van Rheede (126).

Arbre à tronc épais et à *rameaux* épars ou subverticillés, *striés, charnus.* Feuilles étroitement linéaires lancéolées, obtuses, molles, très précocement caduques, à la fin glabres, de 1 cm. 2-1 cm. 6 0,2 laissant des cicatrices sur la tige. Cymes terminales denses, courtes et charnues. Cyathiums turbinés, unisexués, finement pubescents ou subtomenteux à la partie supérieure surtout. 5 glandes ovales ponctuées. 5 bractées. Styles courts, soudés à la base, libres et bifides au sommet. Ovaire finement tomenteux sans calice. *Capsule faiblement et obtusément 3 lobée, poilue,* de 8 mm. de diamètre avec un pédicelle mince exsert. Graine brun noir à petite caroncule blanche.

Madagascar. — *Région de l'Est* : Bois sablonneux de Maintirano (Perrier de la Bathie 9840 !).

Comores. — (Boivin !).

La Réunion. — Du Petit-Thouars mss. (115). — J. de Cordemoy (40).

Maurice. — Du Petit-Thouars mss. (115). — Bojer (30). — Baker (8).

Afriqae tropicale et Australe, Inde, Moluques, Philippines, Formose

L'origine de cette plante est assez controversée. Hamilton in Hooker 76 bis regarde l'*E. Tirucalli* comme venant d'Afrique et d'introduction récente dans l'Inde. Bentham 20 semble considérer cette Euphorbe comme indigène à l'île de Hong-Kong. Pour Owatari 140 elle constituerait pour la flore de Formose une « endémique relictuelle » alors qu'Henry (74) la place parmi les plantes introduites dans ce pays. N. E. Brown (32) la considérait d'abord comme native de l'Inde et simplement introduite en Afrique. Récemment il (33) a vu d'authentiques échantillons d'*E. Tirucalli* provenant du Cap (Régions de l'Est et du Kalahari) et son opinion s'est modifiée. Homologuant l'*E. media* à l'*E. Tirucalli* il conclut à la spontanéité de l'espèce linnéenne en Afrique depuis l'Afrique orientale allemande jusqu'au Tembuland.

Structure. On peut tracer rapidement l'esquisse structurale de cette espèce que différents auteurs (Schaarschmidt (128), Costantin et Gallaud (42)) ont déjà étudiée : écorce à nombreuses assises de cellules contenant çà et là des sphérocristaux (cf. Schaarschmidt), cellules externes palissadiques et chlorophylliennes, formations libéro-ligneuses peu développées, fibres éparses dans toute l'écorce, plus densément réunies dans la région profonde et manquant dans la moelle, laticifères autour de l'anneau libéro-ligneux, stomates à fente longitudinale et groupés dans des cannelures. Costantin et Gallaud distinguent anatomiquement l'*E. Tirucalli* de l'*E. Laro* par le nombre de files de stomates qui se trouvent dans les cannelures. Ce caractère est sans valeur spécifique, car il varie sur le même individu.

53. ***Euphorbia Laro* Drke.**

E. Laro 1899, E. Drake del Castillo (56). — 1900. E. Drake del Castillo (57). — 1903, id. (58). 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41)* (42). — 1907, J. Palacky. — 1907, A. Berger (23). — 1912. H. Poisson (122).

Arbre à *rameaux charnus, cylindriques, striés;* par articles de 5-10 × 0,3-0,4. Feuilles charnues de $0^{c},4$-$2^{c},5$ × $0^{c},2$-$0^{c},5$ très peu développées et seulement aux extrémités jeunes, poilues et très promptement caduques. Cymes terminales de cyathiums petits, en nombre variable, sur des pédoncules courts et épais. Cyathiums unisexués, turbinés. Cyathophylles squammeuses très courtes. 5 glandes disciformes alternant avec les 5 bractées. Fleurs mâles nombreuses. *Capsule* tricoque, stipitée, ovoïde, de

0c,8 à coques arrondies, *un peu charnue extérieurement, à quelques poils mous épars, fins* et *promptement caducs*. Graine brun roux obscurément anguleuse, à grosse caroncule charnue.

Vernac. Laro, famatalaro (antand.) (A. Dandouau 45).

Madagascar — *Région du Centre* : Rocailles à 1000 m. aux environs de Tsaratanana (Perrier de la Bathie !).

Région de l'Ouest : Dunes aux environs de Majunga (Perrier de la Bathie !).

Région du Sud-Ouest : Près du Menarandra, la Sakamasina et l'Androtina. Plateaux calcaires entre le Fiherenana et l'Onilahy (Geay 4774 ! 4775 ! 4776 !), collines du bas Fiherenana (Geay 4928 ! 4929 ! 4953 !), collines calcaires du Fiherenana (Geay 3330 !).

J'ignore dans quelle mesure l'*E. Laro* n'est pas une simple variété de l'*E. Tirucalli*. L'*E. Laro* ne se distingue de l'*E. Tirucalli* que par ses feuilles charnues et poilues et par son fruit un peu charnu extérieurement et à quelques poils. L'*E. Laro* ne peut se distinguer anatomiquement de l'*E. Tirucalli*. Tout au plus les stomates semblent-ils plus enfoncés dans l'*E. Laro* mais ce caractère peut être considéré comme purement épharmonique (42) pl. VIII et fig. 26.

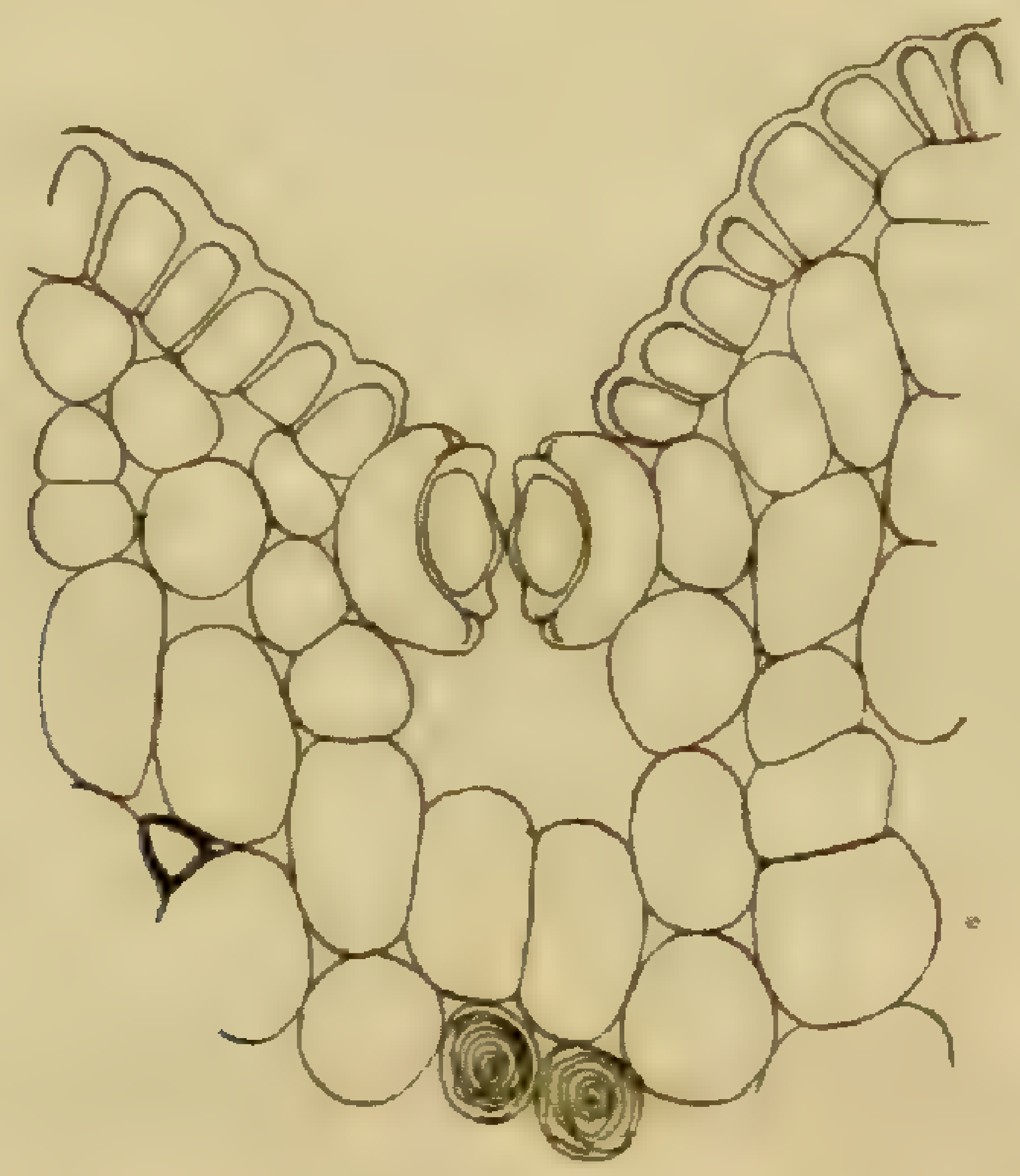


Fig. 26. — Stomates enfoncés dans la tige d'*Euphorbia Laro* (Drake).

Δ Tiges non striées. Stomates isolés à la surface de la tige.

○ Stomates de la tige à fente verticale.

< Capsule poilue.

54. *Euphorbia fiherenensis* H. Psson.

E. fiherenensis 1912, H. Poisson (122).

Rameaux lisses, arrondis ou nettement aplatis, de 3-5 mm. de diamètre. Feuilles spatulées, de 2-5 mm. × 1-3 mm. caduques. Cyathiums isolés ou par 2, unisexués, à 5 glandes discoïdes ne se touchant pas, alternant avec les bractées. *Capsule* tricoque ovoïde, de 8 mm. de diamètre, un *peu charnue extérieurement et très poilue*. Pédoncule épais : 5 mm. Graines lisses obscurément anguleuses à téguments roux à granulations très fines invisibles à l'œil nu, à petite caroncule charnue.

Madagascar. — *Régions de l'Ouest et du Sud-Ouest* : Tongobory (Geay 5956 ! 5957 ! 5963 ! 5965 ! 5966 ! 5967 !). Mt Mainia (Geay 5848, 5849). Bas Fiherenena (Geay 4930 ! 4931 !).

Même type structural que pour *E. stenoclada*

< Capsule glabre.

± Rameaux cylindriques.

55. *Euphorbia plagiantha* Drke.

E. plagiantha 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41) (42). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbre non épineux à ramules charnus, effilés, formant des articles de 4-5 cm. de long et seulement 4-5 mm. de diamètre. Cyathiums latéraux sessiles, unisexués, les mâles réunis, les femelles solitaires. *Capsule* stipitée, trisulquée, *à coques* arrondies sur le dos, *glabres, sèches, de 4 mm. de diamètre*.

Madagascar. — *Région de l'Ouest* : Behara (G. Grandidier !).

Structure. Au point de vue structural cette espèce présente les caractéristiques suivantes : stomates isolés à fente verticale, fibres corticales seulement localisés en amas supralibériens, pas de fibres médullaires (42, pl. VIII).

± Rameaux largement aplatis.

56. *Euphorbia enterophora* Drke

E. enterophora 1899, E. Drake del Castillo (56). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41) (42). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Arbre à *rameaux formant des articles charnus, aplatis, de 8-10 cm. de long × 1-2 cm. de large*, oblongs ou obovales à petites cicatrices

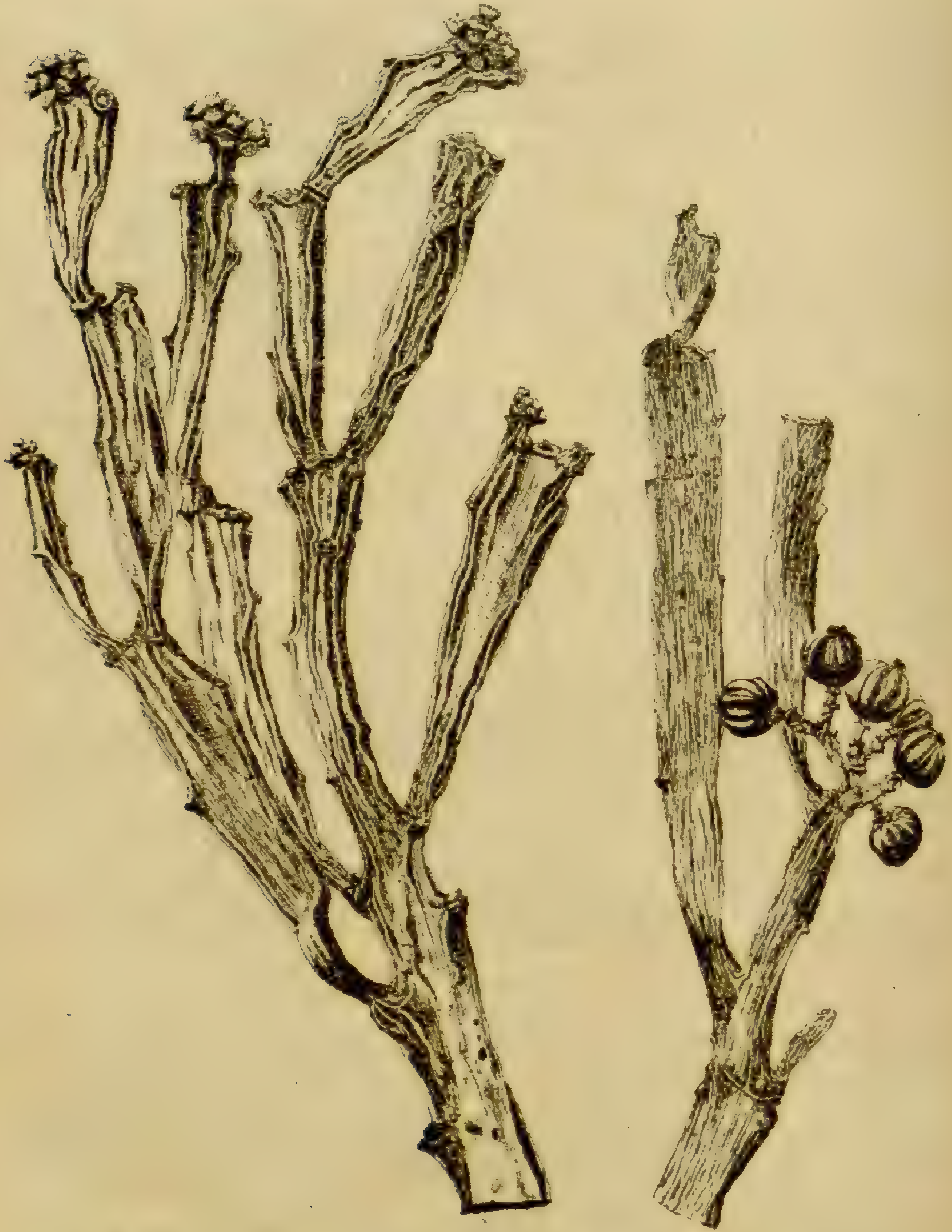


Fig. 27. — Rameaux fleuris, mâles, et rameaux fructifiés d'*Euphorbia enterophora* Drke.

foliaires en cran. Petites feuilles ovales de quelques millimètres promptement caduques Cyathiums terminaux peu nombreux roux, subsessiles, unisexués, glabres. Cyathophylles en écailles courtes. 4-5 glandes charnues elliptiques, elliptiques concaves.

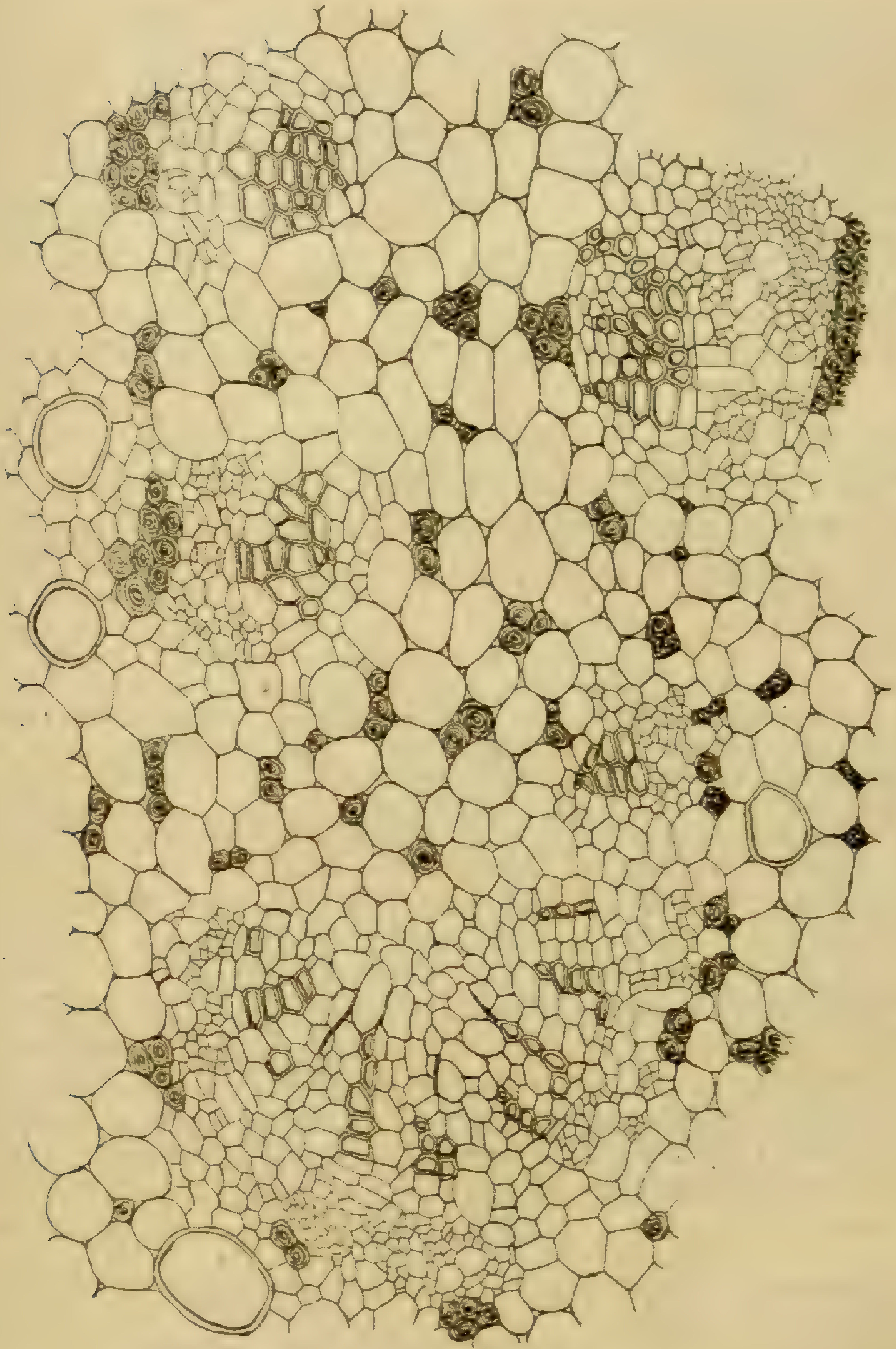


Fig. 28. — Coupe transversale dans une tige aplatie d'*Euphorbia enterophora* Drke × 130 : fibres éparses dans l'écorce et la moelle.

peltées, ondulées sur les bords. Ovaire à angle sur le dos des carpelles. Styles aussi longs que l'ovaire et bifides au sommet. *Capsule ovoïde* (7mm.) à sillons larges, *obtusément anguleuse sur chaque loge, un peu charnue extérieurement, à pédoncule large et* *court*. Graine obtusément quadrangulaire de 3 mm. 4 mm. à caroncule charnue, en croissant.

Vernac. Betinay.

Madagascar. — *Région de l'Est* : Andrahomana (Alluaud 403!).

Région du Centre : Rocailles gneissiques vers 800 m. Mt Ambohiponana Hte Vallée de l'Ihosy (Perrier de la Bathie 8056!). — Pelouses à xérophytes vers 1200 m. entre l'Ionoivo et le Sahambana (Perrier de la Bathie 12666!). Rocailles gneissiques à 800 m. Mt Senorika près Zazafoty (Perrier de la Bathie 11717!). Ambatomenaloha (G. Grandidier!).

Région de l'Ouest : Amboanio (Decary!).

Région du Sud-Ouest : Vallée de Fiherenana, Pays Mahafaly, plateaux au sud du Sakamena (Geay 6321! 6377! 6415!).

Cette espèce se distingue immédiatement par ses tiges longues, très aplaties et comme fasciées. Mêmes caractères anatomiques que l'*E. stenoclada*, *E. Decorsei* et *E. alcicornis*. ○ Stomates de la tige à fente horizontale.

57. *Euphorbia leucodendron* Drke

E. leucodendron 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, E. Costantin et J. Galland (41) (42). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122). = *E. Alluandi* 1903, E. Drake del Castillo (58).

Arbuste ou petit arbre de 3 m. de haut à rameaux jeunes, charnus, formant des articles cylindriques de 10 cm. 1 cm., souvent plus courts, portant des cicatrices foliaires éparses et à branches inférieures plus ou moins décombantes. Feuilles petites, ovales lancéolées, sessiles, caduques. Cyathiums unisexués, en cymes terminales courtes et plus ou moins denses. Cyathophylles scarieuses courtes. Cymes mâles portant un cyathium médian sessile et les 2 latéraux pédonculés. Cymes femelles moins nombreuses. 5 glandes elliptiques contiguës, 5 bractées aigues au cyathium qui est hémisphérique. Capsule tricoque pédicellée, glabre à coques arrondies, obovoïdes en long.

Vernac. Befotsy (pr. A. Dandouau (45)).

Madagascar. — *Région du Sud-Ouest* : Androy (Decorse). Andrahomana (Alluaud).

ESPÈCES MAL CONNUES

Euphorbia xylophylloides 1857, Brongniart? ex Lemaire (88). — 1862, E. Boissier (27). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41) (42). — 1907, J. Palacky (105). — 1907, A. Berger (22). — 1912, H. Poisson (122).

Plante charnue, droite, à *rameaux* oblongs *très étroits*, de 2 cm. 5-6 cm. × 0,6-1 cm. *presque linéaires aplatis*, à petits crans marginaux distants portant chacun une petite feuille ovée de 2 mm. environ de long, caduque. Fleurs et fruits inconnus.

Cette espèce qui provient peut être de Madagascar selon Lemaire, a été introduite dans divers jardins botaniques. C'est peut être sur les échantillons qui existaient au Muséum que Brongniart la décrivit d'une manière très incomplète. Gaucher en a fait l'étude anatomique (65) d'après des échantillons qui existaient à Montpellier. Boosfeld (31) a donné aussi une topographie structurale de cette plante.

Cette espèce se place à côté des *E. leucodendron* et *E. oncoclada* par ses stomates à fente horizontale. Elle s'en distingue par ses rameaux aplatis. Très mal connu l'*E. xylophylloides* est à rechercher à Madagascar d'où il est peut être originaire ?

Euphorbia oncoclada 1903, E. Drake del Castillo (58). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41) (42).

Le mot « *oncoclada* » évoque l'aspect des rameaux de cette plante qui se décomposent en articles courts, ovales-oblongs par des étranglements successifs. Ces rameaux pouvant en réalité avoir de 5 à 20 cm., la caractéristique morphologique de l'*E. oncoclada (famata betondro)* perd beaucoup de sa valeur car sous cet état comment le distinguer de l'*E. leucodendron* par exemple ? Malgré l'homologation problématique du *Vaho* avec le *Betondro* femelle (Poisson 122), la connaissance de la fleur femelle et du fruit reste imprécise et l'espèce mal connue. L'*E. oncoclada* ne me paraît être jusqu'à plus ample informé, qu'une forme remarquable de l'E. *leucodendron*.

ESPÈCES REJETÉES

Euphorbia Arahaka 1912, H. Poisson (122). — Arahaka (Decorse 48).

Espèce connue par des descriptions vagues, incomplètes et inutilisables. Une Légumineuse à phyllodes porte ce nom indigène.

Euphorbia Geayi J. Costantin et J. Gallaud (41) (42).

Cette espèce à été établie sur des échantillons *stériles* recueillis par Geay (4777 ! 4780 ! 4781 ! 4782 ! 4784 !) sur le plateau calcaire entre le Fiherenana et l'Onilahy. La diagnose de cette espèce indique que « les caractères d'ordre végétatif et anatomique sont les mêmes entre *E. Geayi* et *E. Tirucalli*, seul leur lieu d'origine est différent » (J. Costantin et J. Gallaud, loc. cit. 295). Je crois comprendre que ce sont les mêmes espèces mais alors pourquoi avoir créé le nom de *E. Geayi* ? A la vérité une section transversale de l'*E. Geayi* ne peut donner aucun caractère spécifique car, si l'on ne peut distinguer anatomiquement l'*E. Laro* de l'*E. Tirucalli*, *a fortiori* est-il impossible de séparer l'*E. Geayi* de l'*E. Tirucalli*, deux espèces encore plus étroitement voisines sinon semblables. L'*E. Geayi* est donc à supprimer de la nomenclature.

Euphorbia pendula Boiss (27).

Après avoir rattaché l'*E. pendula* à la section *Intisy*, Costantin et Gallaud (42) dans une note insérée à la fin de leur travail, reconnaissent que c'est une Asclépiadée. Ils citent le genre *Sarcostemma* comme ressemblant à s'y méprendre à des Euphorbes du groupe de l'*Intisy*. Récemment N. E. Brown (33) homologue l'*E. pendula* Boiss. à un *Sarcostemma*, confirmant au point de vue systématique ce que J. Costantin et J. Gallaud avaient pressenti anatomiquement.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES *TIRUCALLI* DES ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

- ● Stomates de la tige à fente verticale.
  - ○ Stomates groupés dans des cannelures de la tige (tige paraissant striée à l'œil nu).
    - △ Capsule très poilue. Feuilles molles.
      52. *E. Tirucalli L.*
    - △ Capsule peu ou pas poilue. Feuilles charnues.
      53. *E. Laro Drke.*
  - ○ Stomates isolés à la surface de la tige (tige paraissant lisse à l'œil nu).

※ Articles larges et aplatis. Fruit globuleux obtusément carèné. Des fibres médullaires.
56. *E. enterophora Drke.*

※ Articles épineux. Fruit globuleux obtusément carèné. Des fibres médullaires.
50. *E. stenoclada H. Bss.*

※ Articles cylindriques dans l'ensemble.

★ 5 glandes largement spatulées, dressées, formant des appendices charnus au cyathium. Fibres médullaires.
51. *E. alcicornis Bkr.*

★ 5 glandes elliptiques ou arrondies, petites, non dressées ni spatulées.

♣ Fruit trigone à bords amincis, à coques bombées au niveau des cloisons, porté sur un long pédoncule de 7 mm. et pourvu d'appendices calicinaux libres, triangulaires lancéolés de 2 mm. de long. Articles charnus. Fibres médullaires.
49. *E. Decorsei Drke.*

♣ Fruit globuleux, arrondi sur le dos, non bombé au niveau des cloisons. Pas d'appendices calicinaux.

⁑ Fruit de 2-3 cm. de diamètre. Ovaire le plus souvent biloculaire. Articles pas charnus à lignification précoce. Pas de fibres médullaires.
48. *E. Intisy Drke.*

⁑ Fruit plus petit. Ovaire toujours triloculaire. Articles charnus.

§ Capsule glabre piquetée de points blancs. Pas de fibres médullaires. Fibres corticales limitées à des amas péricycliques.
55. *E. plagiantha Drke.*

§ Capsule poilue. Des fibres médullaires. Fibres corticales éparses.
54. *E. fiherenensis H. Pois.*

● Stomates de la tige à fente horizontale.
57. *E. leucodendron Drke.*

C. — *TITHYMALUS*

a) 1771, Scopoli (130). — 1719, Tournefort (139) = Galarhœus, Esula. 1819, Haworth (73) (comme genre).

b) 1862, Boissier (27). — 1866, id (28). — 1880, Bentham et Hooker (22). — 1896, Pax (108) (comme subdivision).

Herbes droites, peu rameuses habituellement, ou rarement arbrisseaux. Feuilles de la tige alternes ou rarement opposées. Feuilles des ramifications de la cyme opposées. Pas de stipules. Cyathiums disposés en cymes terminales, les supérieures réunies en ombelles. Glandes du cyathium sans appendices, généralement bicornes, moins souvent entières ou rarement pectinées. Capsule tricoque carénée ou non. Graine lisse, rugueuse ou fovéolée à caroncule.

Toute la terre sauf l'Australie.

Les 6 espèces que l'on rencontre dans les Iles australes d'Afrique peuvent se grouper naturellement de la façon suivante :

GROUPEMENT NATUREL DES *TITHYMALUS*

* Graines lisses. Espèces endémiques.

○ Feuilles arrondies au sommet qui est quelquefois mucroné.

58. ***Euphorbia emirnensis*** **Bkr.**

E. emirnensis 1884, J. G. Baker (10). — 1886. H. Baillon (7). — 1905. J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1907. J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Herbe annuelle, glabre, dressée. Feuilles de la tige alternes, sessiles, longuement oblancéolées, obtuses ou arrondies au sommet, mucronées, membraneuses, avec une nervure médiane saillante, de 2 cm.-5 cm. 0 cm. 3-0 cm. 8. *Ombelle de cymes lâche, très haute à 3-5 rameaux.* Feuilles de la base de l'ombelle réunies en rosette et pareilles aux feuilles. *Feuilles à l'aisselle des ramifications de la cyme, triangulaires, opposées, d'environ 10 mm. de base et 12 mm. de haut.* Cyathiums hermaphrodites, glabres, de 2 mm. de large. 5 bractées à sommet libre. 4 glandes bicornes en croissant à cornes tournées vers le bas. Fleurs mâles peu nombreuses entremêlées d'appendices fimbriés ciliés. Fleur femelle à styles à peine soudés à la base et longuement bifides au sommet. Capsule glabre, orbiculaire, de 3 mm. de diamètre. Graine oblongue, glauque, anguleuse, paraissant très finement fovéolée au microscope, lisse à l'œil nu, à caroncule charnue.

Vernac. ***Malaliahy*** (b), ***Malalialahy*** (b), ***Zokintsilaky*** (b) A. Dandouau (45).

Madagascar. — *sin. loc.* (Le Myre de Vilers !).

Région du Centre : Baron 1813 !). — Betsiléo, Sirabé (Hildebrandt 3582 !). — Tsinjoarivo (Catat 466 !). — Betafo, coulée de laves de l'Iantsititra 1450 m. (R. Viguier et H. Humbert 1400 !), crète des Vavavata 2100 m. (R. Viguier et H. Humbert 1581 !), haies et buissons entre Betafo et le Tritriva 1400 m. (R. Viguier et H. Humbert 1280 !). Brousse éricoïde de l'Andringitra de 1700m à 2500 m. (Perrier de la Batie 9686 ! 9750 ! 9758 !). — Province d'Ambositra, bords des ruisseaux et endroits humides au dessus de 1400 m. Perrier de la Bathie 9670 !).

Région de l'Est : Cours supérieur de la Sahadranamby (Mangoro), latérites de gneiss sur l'emplacement de forêts détruites vers 500 m. (espèce descendue du centre à la suite du déboisement (Perrier de la Bathie 9657 !).

Cette espèce est voisine de l'E. *virgata* d'Europe. Elle est bien distincte des autres *Tithymalus* des Iles australes d'Afrique par son port et ses feuilles longuement oblancéolées arrondies.

58 bis. *Euphorbia emirnensis* β *imbricata* var. nov.

Diffère du type par ses feuilles plus petites, coriaces imbriquées de 0.5-1.5 0.2.

Madagascar. — *Région du Centre* : Ambatolampy, sur les deux versants de l'Ankaratra en dessous de Tsiafajavona vers 2000-2200 m. (R. Viguier et H. Humbert 1671 !).

α. Feuilles atténuées au sommet.

— Feuilles de 0 cm. 5—5 cm.

59. *Euphorbia ensifolia* Bkr.

E. ensifolia 1884, J. G. Baker (10). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Galland (41). — 1907, J. Palacky (105). — 1912, H. Poisson (122).

Herbe dressée vivace à rhizome cylindrique, vertical, profond, à tiges très allongées grêles, glabres, se terminant à l'extrêmité par une *panicule longue* et *lâche. Feuilles de la tige alternes, linéaires-aiguës, sessiles de 5-0,5 × 0,05-0,2. Feuilles de la région cyathifère opposées, lancéolées de 0,3-0,4 × 0,1 environ*, avec, à leur aisselle un petit cyathium solitaire, glabre et campanulé courtement pédonculé. Cyathiums pouvant être aussi terminaux. 4 glandes larges, plus ou moins cornues. Styles soudés seulement à la base, bifides au sommet et avec des stigmates globuleux. Capsule glabre, globuleuse de 4 mm. de diamètre. Graine oblongue lisse.

Madagascar. — *sin. loc.* Baron 2087 ! 4087 !.

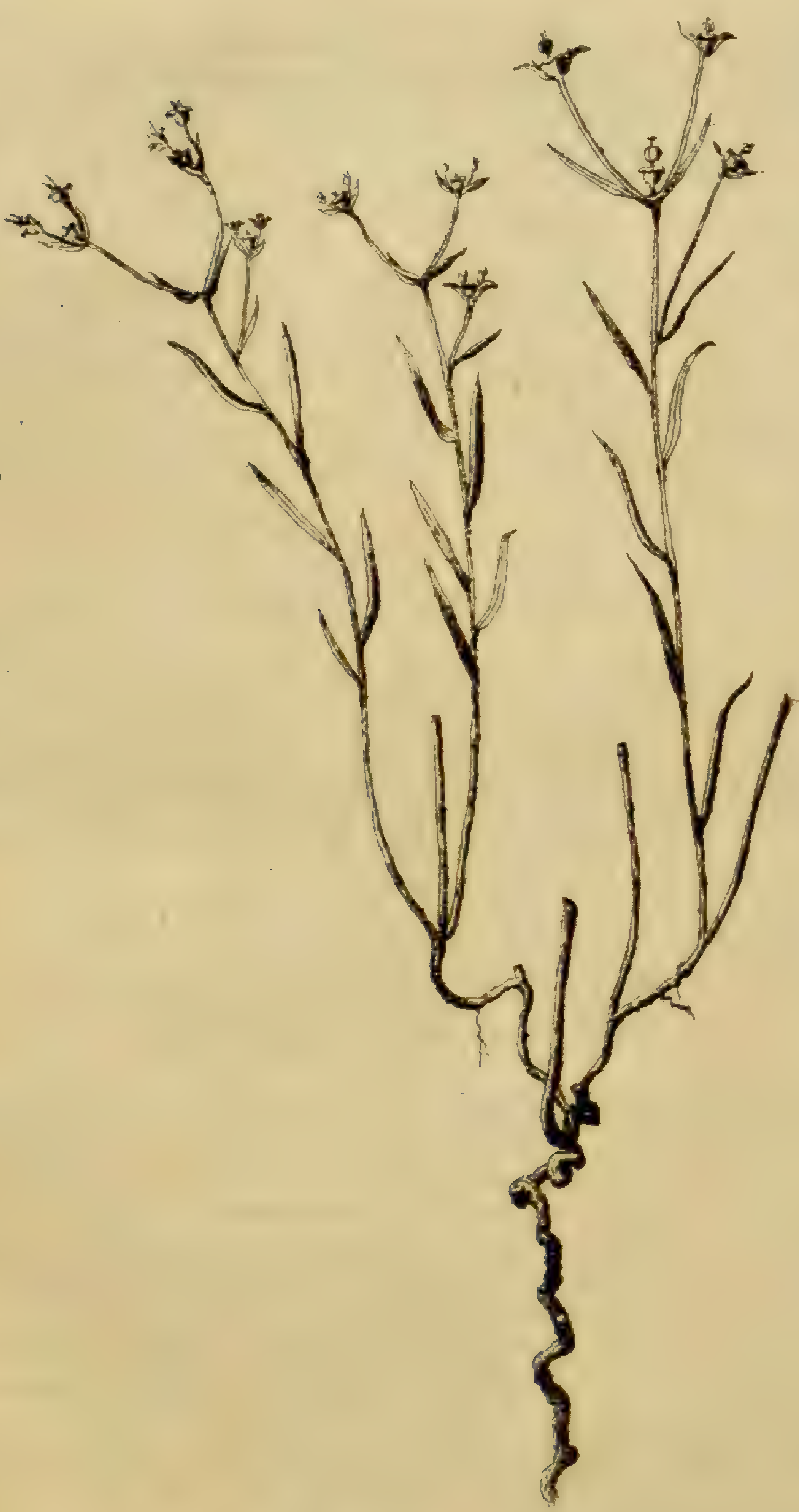


Fig. 29. — *Euphorbia ensifolia* Bkr.

Région du Centre : Tsinjoarivo : bassin de l'Onive, prairies vers 1400 m. (Perrier de la Bathie 9673!). Antsirabe (Waterlot !), prairies vers 1600 m. (Perrier de la Bathie 9864 !), talus et bords des routes (Perrier de la Bathie 9736 !). Province du Vakinankaratra, district de Betafo, talus d'un ravin de la pente Est des Vavavato vers 1900 m. (R. Viguier et H. Humbert 1603 !).

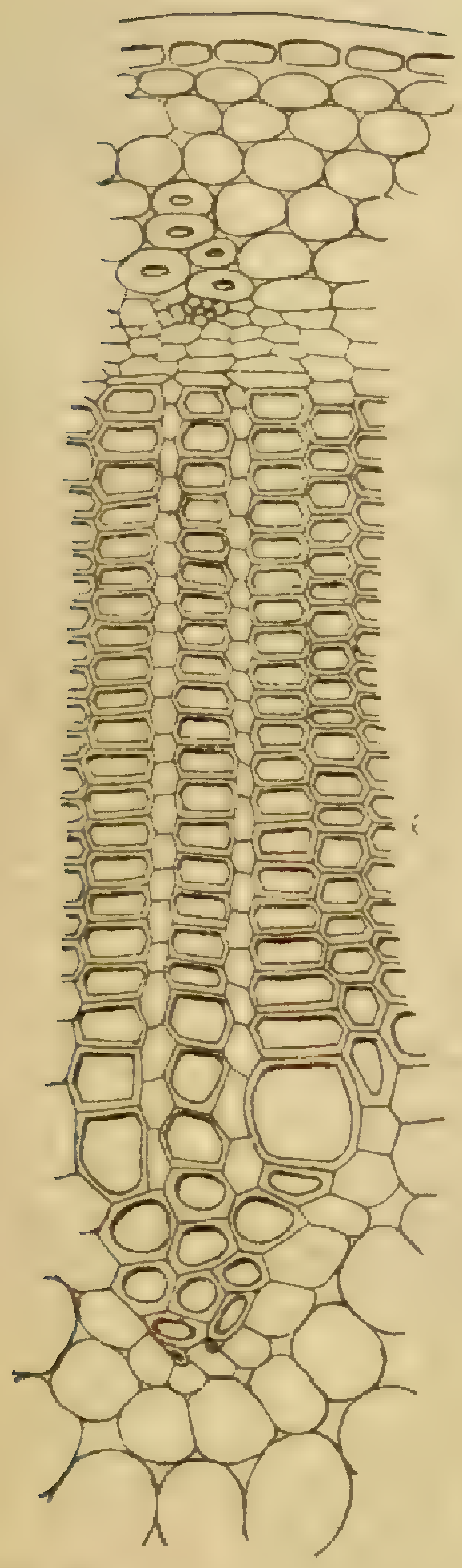


Fig. 30. — Coupe transversale dans une tige d'*Euphorbia ensifolia* Bkr. × 200 : écorce réduite, très grand développement du bois.

Ce *Tithymalus* de Madagascar se reconnait à son port très grêle, à sa panicule lache, à ses feuilles petites, linéaires, aiguës. C'est le seul *Tithymalus* malgache à rhizôme.

— Feuilles de 5 cm.-10 cm.

60. ***Euphorbia borbonica*** **Boiss.**

E. borbonica 1862, E. Boissier (27). — 1895, J. de Cordemoy (40).

Herbe glabre, glauque, à tige droite un peu épaissie et présentant des cicatrices éparses. *Feuilles* alternes, *longuement lancéolées*, atténuées à la base et au sommet, aiguës, mucronulées, *de 5-10 × 0,5-1* révolutées au bord. Cymes terminales en ombelles de 5 rayons avec, en dessous, des rameaux cyathifères. Rosette de bractées à la base de l'ombelle, semblables aux feuilles mais un peu plus larges. Feuilles des ramifications cyathifères opposées et triangulaires cordées à la base. Cyathium pédonculé à 5 lobes ovales et 4 glandes bicornes. Capsule glabre. Graine lisse.

La Réunion. — Plaine des Câfres (Bory, Boivin !, Richard 92 ! 93 !). J. de Cordemoy (40).

Cette espèce qui est affine de l'*E. Rothiana* Spreng. de l'Inde est le seul *Tithymalus* endémique de La Réunion.

※ Graines fovéolées ou ornées de petits tubercules. Espèces polydémiques.

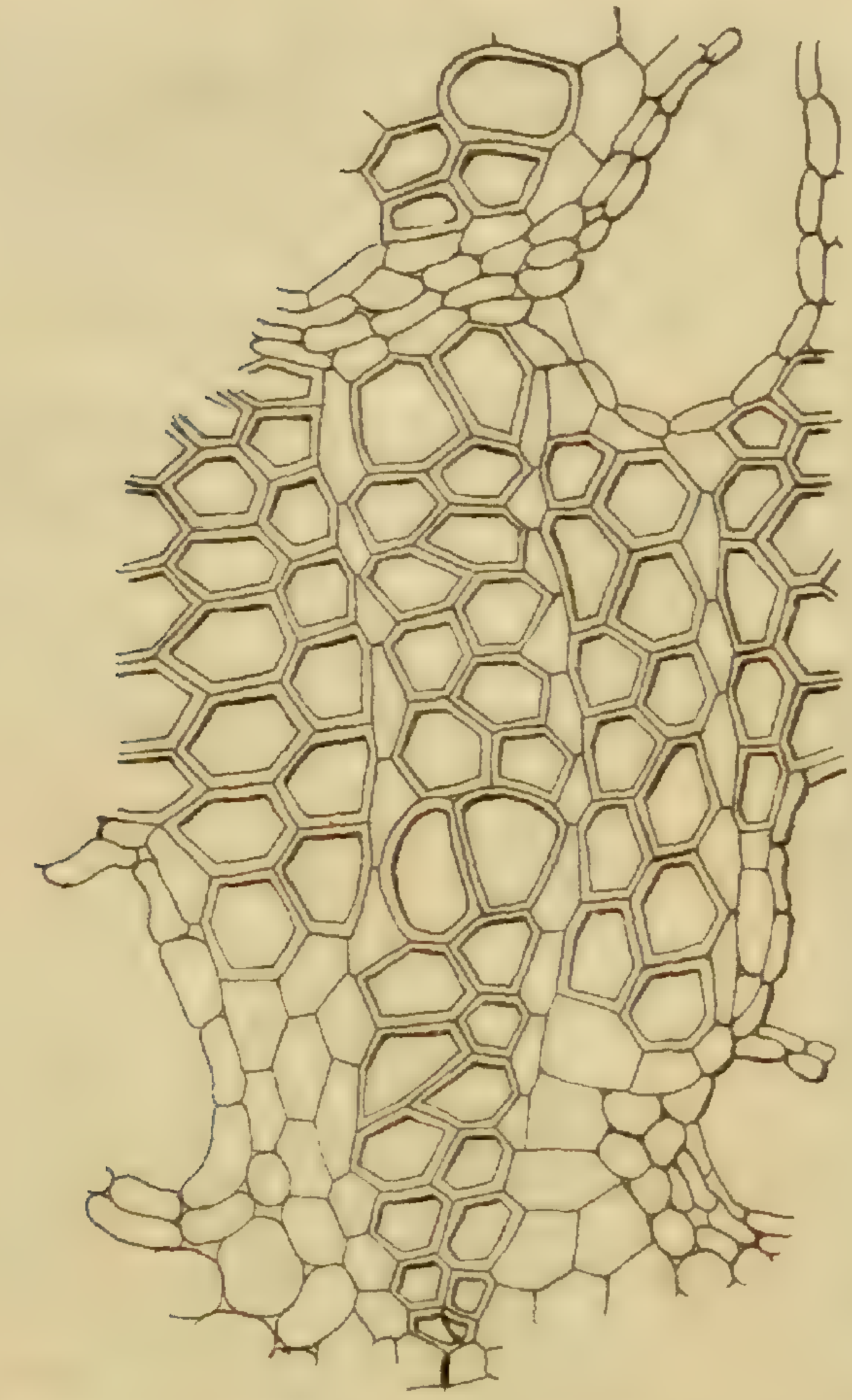


Fig 31. — Coupe transversale dans une tige d'*Euphorbia borbonica* Lk. × 180 : fenestration du parenchyme périmédullaire et ligneux.

Δ Capsule à coques représentant sur le dos 2 ailes carénées séparées par un sillon. Feuilles obovales obtuses brusquement atténuées en un pétiole court.

61. *Euphorbia Peplus* L.

E. Peplus 1762, C. Linné (93). — 1826, C. Sprengel (436). — 1844, L. Reichenbach (125). — 1862, E. Boissier (27). = *Peplus sive Esula rotunda* 1671, C. Bauhin (48). = *Tithymalus rotundis foliis* 1719, J. P. Tournefort (439).

Herbe annuelle glabre, à racine pivotante, à tige dressée souvent rameuse. *Feuilles* de la tige alternes, entières, *obovales, brusquement atténuées en un pétiole court.* Feuilles de la base de l'ombelle en rosette. Feuilles ombellaires obovales sessiles, mucronées, opposées. 3 cymes de cyathiums disposés en ombelle. 4 glandes bicornes. *Capsule* glabre *à deux carènes ailées sur chaque coque.* Graine grise fovéolée caronculée.

La Réunion. — Naturalisé J. de Cordemoy (40).

Maurice. — Introduit Baker (8).

61 bis. *Euphorbia Peplus* β *peploides*

E. peploides 1765, Gouan (70). — 1844, Reichenbach* (125).

Diffère du type par ses glandes moins développées, ses graines plus petites et plus faiblement caronculées et par sa taille souvent plus basse.

La Réunion. — St-Denis, rivières des Pluies, St-Leu, St-Pierre, Hell-Bourg J. de Cordemoy (40).

Rodriguez. — Introduit : Baker (8).

Δ Capsules n'ayant pas 2 carènes sur le dos. Feuilles non obovales obtuses, sessiles.

⁎ Graine fovéolée.

62. *Euphorbia segetalis* L.

E. segetalis 1762, C. Linné (93). — 1844, L. Reichenbach* (125). — 1862, E. Boissier (27). — 1886, H. Baillon (7). — 1905, J. Costantin et J. Gallaud (41). — 1905, R. Baron (16). — 1907, J. Palacky (105). — 1902, H. Poisson (122). = *Tithymalus Linariæ folio* 1719, J. P. Tournefort (139).

Herbe annuelle glabre, à racine pivotante, à tige dressée, simple ou rameuse. *Feuilles* de la tige alternes, *linéaires ou linéaires lancéolées*. Feuilles de la base de l'ombelle en rosette. Feuilles ombellaires opposées, arrondies aiguës, sessiles. Cymes de cyathiums disposés par 5-7 en ombelles. 4 glandes bicornes. *Capsule* glabre *à coques arrondies*. Graine grise fovéolée caronculée.

Madagascar. — Introduit dans la région orientale : lac Itasy (Rutenberg) cf. Buchenau (34). Imerina Baron (16).

Comores. — Baron (16).

⁎ Graine rugueuse.

63. *Euphorbia dracunculoides* Lk.

E. dracunculoides 1786, de Lamarck (86). — s. d. du Petit-Thouars (115) (114). — 1826, C. Sprengel (136). — 1862, E. Boissier (27). — 1866, id.* (28). — 1877, J. G. Baker (8). — 1905, R. Baron (16). = *E. lanceolata* Rottler ex. 1826 C. Sprengel (136). = *Tithymalus dracunculoides* 1860, F. Klotzsch et Garcke (85). = *E. glauca* Ehrenb. *mss.*

Herbe annuelle glabre dressée. Feuilles éparses, lancéolées linéaires entières de 2-6 × 0,2-0,4 aiguës et subsessiles. Feuilles des ramifications de la cyme opposées, plus largement et brièvement lancéolées que les feuilles caulinaires. Cyathiums sessiles en cyme. 5 bractées poilues en dedans à divisions libres très petites. 4 glandes bicornes peu soudées à la base. Styles libres dès la base et bifides au sommet. Capsules arrondies sur le dos, lisses. Graines ellipsoïdes ou ovoïdes blanches, rugueuses, caronculées

Maurice. — Richard ! (Boivin !) Commerson ! Vesco !. Baron (46).
La Réunion. — Richard, J. de Cordemoy (40).
Inde. — Hooker (76 bis).
Arabie, Nubie, Afrique or. Allemande. — N. E. Brown (32).

Espèce voisine de l'*E. exigua*.

(*A suivre*)

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
1re Partie : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

Feuilles. — M. H. Hamshaw Thomas (1), dans un mémoire sur les feuilles de *Calamites* de la section *Calamocladus*, trouvées pétrifiées dans le *Halifax Hard Bed* du Houiller inférieur, ne décrit pas moins de cinq types de feuilles et quelques variétés dont plusieurs semblent bien correspondre à des feuilles de *Calamites* déjà connues à l'état d'empreintes, ex. : *C. charæformis* Sternb. (= *Asterophyllites Ræhli* Stur., *C. grandis* Sternb., *C. equisetiformis* Schl. ? Le type I de structure, que l'auteur considère comme correspondant probablement au *C. charæformis*, à petites feuilles falciformes nées en verticille de quatre sur les jeunes rameaux, est caractérisé par le faisceau vasculaire réduit à quelques trachéides et entouré d'une gaine nette « de tissu mélasmatique », par la structure de l'épiderme (les cellules sont plus grandes à la face inférieure, leur cuticule plus épaisse que sur la face supérieure ou interne qui porte seule des stomates), par la striation transversale des cellules stomatiques, trait de ressemblance avec les *Equisetum* actuels. Sous l'épiderme du tissu en palissade, avec de larges espaces intercellulaires, attenant au faisceau du côté interne, des fibres sont plus ou moins développées. Le type II (*C. grandis*) se distingue par la réduction du faisceau, par le développement des fibres, et la réduction des espaces intercellulaires du tissu palissadique peu régulier dans l'ensemble. Le type III (*C. equisetiformis?*) est remarquable par la forme de la feuille présentant en coupe transversale deux prolongements latéraux ou ailes sur sa face ventrale, de même que par le grand développement du tissu fibreux au détriment du mésophylle. Le type IV, nommé *Calamocladus Scotti* n. sp. a des feuilles à section elliptique, à tissu mélasmatique et tissu fibreux très développé. Le type V, à section circulaire ou presque, offre, entre autres caractères distinctifs, du tissu de parenchyme entre les fibres et l'épiderme supérieur.

---

(1) H. H. THOMAS : On the leaves of Calamites (Calamocladus section) (*Phil. Trans. Royal Soc. London.* S. B, vol. 202, pp. 51-92, pl. 3-5, text-fig. 13, 1911).

Le tissu mélasmatique mérite une mention spéciale. M. Hick qui l'a découvert et décrit en 1893-1894 dans les bractées de *Calamostachys* et les jeunes tiges de *Calamites*, le considère comme faisant partie du mésophylle des feuilles et comme ayant une fonction de réserve analogue à celle que remplit la couche amylifère des feuilles de nos plantes actuelles. D'autres auteurs, entre autres M. Scott (1), ont suggéré que le contenu de ces cellules dériverait peut-être de produits de sécrétion. M. Thomas est d'avis qu'il s'agit probablement là d'un tissu de réserve, tout en admettant que le tissu mélasmatique a pu, dans certaines feuilles de plantes carbonifères, jouer également un rôle dans la conduction de la sève élaborée, conclusion qu'on ne peut admettre que sous réserve (2).

Fructifications. — Plusieurs hypothèses ont été émises sur la valeur morphologique des sporangiophores, on en trouvera le résumé dans des travaux de M. Bower (3), de Lady Isabel Browne (4), de M. Thomas, etc... Les sporangiophores ont été tour à tour considérés comme des lobes de sporophylles, comme des organes *sui generis* ou comme des organes de nature axiale ou caulinaire. Comme le fait remarquer M. Thomas, chacune de ces interprétations comporte des difficultés. L'analyse des spécimens à structure conservée, de l'innervation des bractées et des sporangiophores apportera la solution.

---

(1) Scott : *Studies in fossil botany*, 1909, p. 41.

(2) Cf. Stopes in *Botan. Centralbl.* Bd. 116, Nr. 24, p. 619, 1911).

(3) F. O. Bower : *The origin of a land Flora*, pp. 381-384, London, 1908.

(4) Lady Isabel Browne : The phylogeny and inter-relationships of the Pteridophyta (*New Phytologist*, VIII, N° 3, pp. 2-21, 1909).

Cet auteur a repris l'étude du *Calamostachys Binneyana* (1). Un nodule calcareux des *Lower Coal Measures*, du fameux *Halifax hard bed*, lui a fourni un cône à structure conservée, et terminant un rameau portant des feuilles de *Calamites*. Il insiste tout spécialement sur ce fait que la disposition et la structure des feuilles et des bractées du cône sont presque identiques : les bractées semblent être des feuilles végétatives, modifiées pour assurer la protection des sporanges, mais conservant la fonction chlorophyllienne.

M. Hickling a donné de même une contribution à l'étude anatomique du *C. binneyana* (2) et noté spécialement la courbure des traces vasculaires des bractées, ce qui expliquerait la morphologie complexe du cône (sporangiophores en verticilles superposés et faisceaux superposés et d'autre part, bractées disposées en verticilles alternant avec les sporangiophores).

Lady Isabel Browne (3), qui s'est fait une spécialité de l'étude de l'anatomie des Equisetum, compare le cône de l'*Equisetum maximum* au *C. binneyana* et au *Palaeostachya vera*, décrits par Hickling. On relève bien des analogies entre la courbure vers le bas des traces des sporangiophores dans le *Pal. vera* et l'*Equisetum maximum*. D'après Lady Browne cette courbure n'a pas la même cause dans les deux cas. Dans l'exemple du *Calamostachys* ce sont les traces des bractées qui se courbent et non celles des sporangiophores.

Si l'étude des spécimens à structure conservée est préférable à celle des empreintes, ces dernières peuvent fournir de très utiles renseignements. Les empreintes du *Calamostachys Ludwigi*, que M. Renier (4) a recueillies à Romsée (Liège) dans le Westphalien inférieur, lui ont permis de préciser des points importants de la diagnose de cette espèce. Les feuilles des rameaux spicifères appartiennent à l'*Asterophyllites longifolius*. Les bractées stériles sont d'abord au nombre de 16, puis de 12 par verticille ; les sporangiophores naissent à mi-distance entre les verticilles de bractées, au nombre de 8, puis de 6 par verticille. *C. Ludwigi* est voisin de *C. binneyana*.

---

(1) H. Hamshaw Thomas : On a cone of *Calamostachys binneyana* Carruthers attached to a leafy shoot (New Phytologist, VIII, N° 7, pp. 249-260, pl. I, 1909).

(2) G. Hickling : The anatomy of *Calamostachys binneyana* (*Mem. and Proc. Manchester lit. and phil. Soc.*, LIV, N° 17, III, 13 p., 1 pl., 1910).

(3) Isabel Browne : A second contribution to our knowledge of the anatomy of the cone and fertile stem of Equisetum (*Ann. of Botany*, XXIX, pp. 260-262, april 1915).

(4) A. Renier : Découverte dans le Westphalien de la Belgique d'empreintes de *Calamostachys Ludwigi* Carruthers (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CLII, pp. 1067-1069, 18 avril 1911) — Observations sur des empreintes de *Calamostachys Ludwigi* Carruthers (*Ann. Soc. géol. de Belgique, Mém. in-4°*, 26 pages, 3 pl., Liège, 1912).

G. Cingularia. Ce genre aussi n'est connu qu'à l'état d'empreintes. En plus de l'espèce-type du genre *Cingularia*, *C. typica* Weiss, M. Robert Kidston a signalé dans le Westphalien, à la mine de Highley (Shropshire), une espèce nouvelle, le *Cingularia cantrilli* (1). Il s'agit d'un épi constitué de verticilles superposés, et distants de 8 cm. l'un de l'autre ; chaque verticille compte 10 sporophylles, mais il n'y a pas, comme on le constate chez le *C. typica*, de verticille de bractées stériles superposé au verticille fertile. La base des sporophylles est longuement soudée en collerette autour de l'axe. La partie distale de chaque sporophylle est libre et bilobée comme chez le *C. typica* ; les sporanges n'ont pas été observés, mais deux paires de cicatrices circulaires situées à la face inférieure de la région distale des sporophylles indiquent leur emplacement.

b) *Sphenophyllales*

M. Scott (2) a placé dans la classe des *Sphenophyllales* les *Sphenophyllées* et les *Cheirostrobées*. Le genre *Cheirostrobus*, qu'il a fait connaître (1897) et qui est peut-être, à son avis, le type le plus complexe de fructification cryptogamique, lui paraît avoir plus de rapports avec les *Sphenophyllées* qu'avec aucune autre classe des Ptéridophytes. Quant aux *Pseudoborniales*, dont Nathorst faisait une classe distincte, offrant des affinités à la fois avec les *Sphenophyllées* et les Asterocalamites, M. Scott (3) les place en appendice après l'étude des Sphenophyllées et des Cheirostrobées : elles constituent d'après lui, un nouvel exemple typique de plantes archaïques, synthétiques.

---

(1) R. Kidston : The Forest of Wyre and the Titterstone Clee Hill Coal fields. (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, LI, pt. IV, pp. 1041-1047, pl. I, fig. 4 et 5 dans le texte. March 1917).

(2) D. H. Scott : *Studies in fossil botany*, 2^{d} édit., Ch. IV et pp. 627-632, 1909.

(3) D. H. Scott : *op. cit.*, 1909, pp. 123, 124.

Tout en admettant des relations de parenté étroites entre les *Sphenophyllales* paléozoïques et la famille des *Psilotacées*, M. Scott ne va pas jusqu'à suivre MM. Thomas et Bower qui font rentrer les *Psilotacées* dans la classe des *Sphenophyllales*. M. Seward (1) maintient aussi nettement séparée la classe des *Psilotales* (g. *Psilotum*, g. *Tmesipteris*).

M. Paul Bertrand (2), après avoir rappelé que « toute comparaison entre des types, aussi éloignés dans le temps (*Sphenophyllum* et *Psilotales*) est des plus risquée », remet en mémoire ce fait que le stipe des *Psilotum* et des *Tmesipteris* est un cladode.

Au nombre des faits qui viennent appuyer la théorie de Lignier (3) « de l'origine filicéenne des *Sphenophyllales* », M. Bertrand cite la présence, chez les Fougères anciennes *Asteropteris* et *Cladoxylon*, d'une étoile ligneuse « à bois centripète, avec boucles périphériques, comparables aux canaux polaires des Equisetales et des Sphenophyllales ; en outre les frondes de ces Fougères étaient verticillées, tantôt avec superposition et tantôt avec alternance d'un verticille au suivant. » M. Bertrand, après examen d'une coupe de l'étoile ligneuse du *Sphenophyllum insigne* (provenant de Saalfeld), envisage l'hypothèse suivant laquelle les canaux carénaux auraient la valeur de boucles périphériques et l'émission des traces foliaires offrirait une grande ressemblance avec celle des fougères *Inversicatenales* anciennes.

Quoi qu'il en soit de la réalité de ces filiations, le professeur Lignier, de l'avis de M. Scott, a réussi à prouver que les Equisetales et les Sphenophyllales, qui constituent les Articulées, ne sont pas du tout microphylles, mais dérivent par réduction de plantes à feuilles composées de dimensions considérables (4).

En fait, parmi les empreintes de plantes anciennes rapprochées des *Sphenophyllales*, on peut citer celles de l'*Hyenia sphenophyl-*

---

(1) A. C. Seward : *Fossil plants*, II, ch. XIII, 1910.

(2) P. Bertrand : L'étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève (*Progressus rei botanicæ*, IV, 2 Heft., S. 271-276, Fig. 49-53, 1912).

(3) O. Lignier : Sur l'origine des Sphenophyllées (*Bull. Soc. bot. de France*, LV, 4e sér., VIII, pp. 278-288, 1908).

(4) D. H. Scott : L'évolution des plantes (*Scientia*, XII, 6e année, 1912, p. 103).

loides que Nathorst (1) a décrites et qui proviennent du Dévonien moyen de la Norvège occidentale. Les tiges sont articulées, les verticilles superposés comptent 4 et peut-être 6 feuilles, mesurant de 10 à 15 mm. de longueur sur 1 mm. de largeur. Le *Pseudobornia* Nathorst à feuilles divisées dichotomiquement, à folioles disposées en éventail est plus récent et provient du *Culm* de l'île des Ours.

Dans le *Culm* de la Basse-Loire (en plus du *Sphenophyllum tenerrimum* à petites feuilles étroites et très divisées) E. Bureau a signalé en 1900 des empreintes qu'il rapporte à un *Sphenophyllum*, le *Sph. Davyi* et dont les feuilles verticillées peuvent, selon lui, atteindre une longueur de 12 cm. Nous avons découvert un nouveau gisement de cette plante (2) dont l'attribution au g. *Sphenophyllum* est contestée par M. Jongmans (3). Les feuilles de nos spécimens sont loin d'atteindre les dimensions que Bureau a relevées sur des organes isolés ; mais elles paraissent être verticillées et se laissent comparer à celles du *Sph. longifolium* pour la marge fortement dentée du limbe.

L'étude comparée des empreintes des principaux *Sphenophyllum* est d'ailleurs facilitée par la description qu'en a faite M. Zobel (4).

De nouveaux *Sphenophyllum* fructifiés ont été décrits, mais à l'état d'empreintes : le *Sph. charæforme* Jongmans (5) du carbonifère de Hruschau (Moravie) et le *Sph. tenuissimum* Kidston (6) du Westphalien du Staffordshire (Angleterre). Ces deux espèces appartiennent au type *Selago*, c'est-à-dire que les sporanges sont portés par des rameaux peu ou point modifiés, mais chez le *Sph. charæforme* chaque sporangiophore ne porte qu'un sporange, tandis que les sporanges du *Sph. tenuissimum* sont réunis par groupes de cinq. Ajoutons que M. Kidston (1) a signalé aussi sous le nom de *Sphenophyllum* sp. dans le Yorkshire et le Staffordshire des rosettes de sporanges groupés par quatre ; on trouve des fructifications semblables dans le Westphalien du Nord de la France (2). MM. Bertrand et Kidston sont justement d'accord pour les rapporter à un *Sphenophyllum* nouveau, non encore identifié (3).

---

(1) A. G. Nathorst : Zur Devonflora des westlichen Norwegens (*Bergens Mus. Aarbok*, 1914-15, N° 9, 1915).

(2) A. Carpentier : Notes d'excursions et remarques sur le bassin houiller de la Basse-Loire (*Bull. Soc. bot. de France*, 4ᵉ sér., XVIII, pp. 241 et 242, pl. III, IV, fig. 1-3, 1918).

(3) W. J. Jongmans : Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen West-Europas. I. Thallophytæ, Equisetales, Sphenophyllales (*Meded. van Delfstoffen.* n° 3, I, p. 376. Graz und Gerlach, Freiberg, Sachsen).

(4) Cf. Zobel in H. Potonié (*Abbildungen und Beschreib. foss. Pflanzen. Lief.* VII, 135-140, 1910).

(5) Jongmans : *Sphenophyllum charæforme* n. sp. (*Ann. naturh. Hofmus. Wien.* XXVI, S. 449-451, 4 Fig. 1912).

(6) R. Kidston : On the fossil flora of the Staffordshire Coalfields. Part. III. (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, L, pt. I, N° 5, pp. 129, 131, pl. XVI, fig. 3, 4, 5 ; text-fig. 6, 1914).

c) *Lycopodiales*

Genre *Selaginellites*. — M. R. Kidston (4) a décrit des spécimens du *S. Gutbieri* Gœpp. sp., conservés au musée royal de Bruxelles et provenant du *Westphalien* belge. Les sporophylles sont à peu près de même grandeur que les feuilles supérieures de la tige ; les mégaspores sont lisses et il est probable que chaque sporange n'en contenait qu'un petit nombre. La parenté de ce genre avec les *Selaginella* actuels est des plus étroite.

G. *Archæosigillaria*. — Nathorst (5) a comparé à l'*A. Vanuxemi* des empreintes de rameaux, portant de petites feuilles deltoïdes et trouvées dans le *Carbonifère inférieur* du Spitzberg. Il fait observer sur certaines cicatrices foliaires la présence d'une cicatricule allongée à côté de la cicatrice vasculaire centrale. La ramification de cette *Lycopodinée* du Spitzberg lui paraît différente de celle des empreintes rapportées à l'*A. Vanuxemi* en Angleterre par M. Kidston et d'autres observateurs, en France par nous dans le calcaire carbonifère de Bachant (Nord) (6).

---

(1) R. Kidston : *ibid.*, pp. 131-132, pl. X, fig. 5.

(2) A. Carpentier : Sur quelques fructifications du Westphalien du Nord de la France (*Rev. gén. de Bot.*, XXIII, p. 11, fig. 7, 1911).

(3) P. Bertrand : Les fructifications des Névroptéridées (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XLII, pp. 118-121, pl. VII, fig. 9-11, 1913).

(4) R. Kidston : Les Végétaux houillers recueillis dans le Hainaut belge (*Mém. Musée royal Histoire nat. Bruxelles*, IV, pp. 130-133 ; pl. XI, fig. 1 ; pl. XV, fig. 4 ; pl. XVI, fig. 1-5 ; fig. 20 et 21 dans le texte ; 1911).

(5) A. G. Nathorst : *Zur fossilen Flora der Polarländer*, I Th., IV, pp. 52-55 ; pl. X, fig. 1-17 ; pl. XII, fig. 2-10 ; 1914).

(6) A. Carpentier : *op. cit.* (*Mém. Soc. géol. du Nord*, pp. 357-359, pl. VI, fig. 1, 1913).

G. *Bothrodendron.* — M. Watson (1) a rapporté au *Bothrodendron mundum* un petit strobile hétérosporé.

Les sporanges sont insérés par un pédicelle sur la face supérieure et au milieu des sporophylles et ne sont pas allongés radialement comme ceux du *Bothrostrobus Olryi* Zeiller sp. Les microsporanges sont situés dans la région supérieure, les macrosporanges occupent la base des strobiles et chaque macrosporange ne contient que quatre macrospores à membrane garnie de longues épines ramifiées.

Ce dernier caractère a permis à M. Watson d'identifier certaines macrospores, offrant des détails d'organisation d'un grand intérêt scientifique. Ces macrospores du *Bothrodendrum mundum*, remarquées par M. Oliver dans des coupes microscopiques de coal-balls des *Lower Coal Measures* (de Dulesgate, Angleterre) ont été étudiées par M. Mc. Lean (2) qui a découvert le prothalle de l'une d'elles. La paroi épaisse de la spore est brisée au sommet, et par cet orifice, fait hernie une masse parenchymateuse, apparemment bilobée ; dans ce prothalle quelques cellules plus grandes, arrondies, à paroi épaissie, représentent les bases d'archégones. La cavité de la macrospore est en partie remplie d'un lacis de filaments dont l'origine reste inconnue. Par son prothalle externe, assez semblable à celui de *Salvinia*, la macrospore de *Bothrodendron* est à une étape plus éloignée de la graine que les macrospores du *Lepidocarpon* ou du *Lepidodendron Veltheimianum* à prothalle ou gamétophyte interne.

Sur les tiges de certaines *Lepidodendrées*, on observe de grandes cicatrices ombiliquées, disposées en séries diamétralement opposées (g. *Ulodendron*). Quelle est l'origine de ces cicatrices, question bien souvent posée et que MM. Watson et Renier paraissent avoir définitivement tranchée (3). Ces cicatrices sont d'origine raméale, ceci est prouvé par les observations de MM. Watson et Renier sur le *Bothrodendron punctatum*. Le paléontologiste belge a pu suivre un rameau latéral à partir d'une cicatrice et le voir se diviser par dichotomie, fait intéressant à rapprocher d'une autre observation due à M P. Bertrand : sur une empreinte d'un *Ulodendron* du houiller de Liévin (Pas-de-Calais) (*U. Montagnei* n. sp.), les cicatrices raméales étaient biombiliquées et par conséquent la dichotomie des rameaux se produisait dans l'intérieur même du tronc (1). Il convient de signaler une divergence de vue entre M. Watson et M. Renier : suivant le premier, les rameaux étaient fixés sur les tiges principales par toute la surface cicatricielle et ces rameaux se détachaient par le jeu d'une assise péridermique constituant à leur base une couche cicatricielle transversale et oblique (abscission layer, tissu réparateur) et la ressemblance serait frappante entre ce mécanisme de la chute des rameaux et le même phénomène dans le genre *Agathis* ou la chute des feuilles des arbres dicotylédones. Pour M Renier, les rameaux étaient simplement attachés par la partie centrale des cicatrices et non par toute leur surface et « les cicatrices ulodendroïdes résultent évidemment de l'accroissement simultané en diamètre de la tige et des rameaux. Ceux-ci acquéraient ainsi une base conique tout comme les rameaux des *Calamites* ».

---

(1) D. M. S. Watson : The cone of *Bothrodendrum mundum* (*Mem. Proc. Manchester Lit. Phil. Soc.*, LII, part, 1, 1908).

(2) R. C. Mc. Lean : Two fossil prothalli from the Lower Coal Measures (*The New Phytologist*, XI, n° 8, pp. 311-318, pl. VI, Text-fig. 2, Oct. 1912).

(3) Watson : On the Ulodendroid Scar (*Mem. and Proc. Manchester lit. and phil. Soc.* LII, part. I, 14 p., 2 pl., 1908). — Id. On the structure and origin of the Ulodendroid Scar (*Annals of Botany* CXI, pp. 481-498, 2 text-fig., pl. XXXVIII, 1914). — A. Renier : Origine raméale des cicatrices ulodendroïdes du *Bothrodendron punctatum* (*C. R. Ac. Sc. Paris,* CXLVI, pp. 1428-1430, 29 juin 1908). — Id. L'origine raméale des cicatrices ulodendroïdes (*Ann. Soc. géol. de Belgique*, II, Mém. in-4°, pp. 37-82, pl. VII-IX, 1910).

M. Marjorie Lindsey (2) a décrit deux spécimens nouveaux du *Bothrodendron minutifolium*. L'un d'eux représente la partie terminale d'un axe portant deux séries opposées de branches alternes, à base élargie. L'autre spécimen est un rameau de plus grande taille qui était tombé, par suite de la formation d'une assise de chute « abscission layer ». L'auteur adopte la théorie de M. Watson et donne l'explication suivante de la présence de traces foliaires disposées en quinconce sur la surface de séparation : ce sont les cicatrices de faisceaux se continuant de la tige dans la branche et coupées transversalement par le plan de l'assise de chute.

G. *Pinakodendron*. — Le *Pinakodendron Ohmanni* Weiss a fait l'objet d'une étude détaillée de la part de M. Kidston (3) qui a utilisé des spécimens bien conservés recueillis par M. Deltenre au toit de plusieurs veines des Charbonnages de Mariemont (Belgique). L'une des remarques les plus intéressantes est relative aux régions fertiles des axes, qui ne présentent aucune modification morphologique. Chaque macrosporange, situé à la base du sporophylle, contient quatre macrospores, comme ceux du *Bothrodendron mundum* étudiés par M. Watson et du *Selaginellites primævus* reconnus par M. Halle (1).

---

(1) Paul Bertrand : Empreintes végétales du terrain houiller de Liévin (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XL, pp. 325-333, pl. IX, 1911).

(2) Marjorie Lindsey : The branching and branche shedding of Bothrodendron (*Ann. of Botany*, XXIX, pp. 223-229, pl. XI, 3 text-fig., 1915).

(3) R. Kidston : *op. cit.* Les Végétaux houillers recueillis dans le Hainaut belge, pp. 166-172, 1911).

C'est également dans le houiller belge (Bassin de Charleroi, veine Duchesse) que MM. R. Cambier et A. Renier (2) ont découvert de belles empreintes du *Cyclostigma (Pinakodendron) Macconochiei* Kidston, leur permettant de reconstituer ces végétaux arborescents, qui mesuraient 20 cm. de diamètre et se ramifiaient dichotomiquement. Des trois cicatricules que comporte chaque cicatrice foliaire, la médiane est petite, peu visible ; la cicatrice ligulaire n'a pas été observée. Les auteurs placent ces arbres près des *Lycopodium* de la section *Selago*. Ils considèrent le genre *Cyclostigma*, comme indépendant du genre *Bothrodendron*, et les genres *Cyclostigma* Haughton et *Pinakodendron* Weiss comme identiques.

S'il en est ainsi, n'est-il pas préférable de conserver le terme de *Pinakodendron* Weiss (= *Cyclostigma*), puisque, suivant une remarque de MM. Cambier et Renier, le terme *Cyclostigma* fut antérieurement appliqué à une section du g. *Gentiana* ? (3).

L'étude du *Cyclostigma Kiltorkense* Haugton a été reprise par M. T. Johnson (4), qui considère les feuilles comme probablement dépourvues de ligules. Cet auteur a figuré, d'après des échantillons provenant du Dévonien supérieur de Kiltorkan (Irlande), la base du tronc de ce *Cyclostigma* : la surface en est marquée de rides saillantes, ondulées, et cette base se prolonge en un rhizome (*Stigmaria*), muni de cicatrices disposées en quinconce d'organes radiculaires. Les cônes, d'après le même auteur, ne sont pas sessiles sur l'axe, mais terminent certaines ramifications des axes et, de plus, ces cônes sont hétérosporés, les macrosporanges occupant la base, les microsporanges confinés à la région supérieure. Les macrosporanges sessiles contiennent de nombreuses mégaspores. De plus amples détails sur ces fructifications seront bienvenus.

---

(1) Thore G. Halle : Einige krautige *Lycopodiacee* paläozoischen und mesozoischen Alters (*Arkiv. för Botanik*. Stockholm, VII, n° 5, p. 10 ; pl. II, fig. 8-14 ; pl. III, fig. 1-5, 1908).

(2) R. Cambier et A. Renier : Observations sur *Cyclostigma Macconochiei* Kidston sp. et *Omphalophloios anglicus* Sternberg sp. (*Ann. Soc. géol. de Belgique, Mem.*, 1911-1912, pp. 57-68, pl. VII-VIII).

(3) Cambier et Renier, *op. cit.*, 1912, p. 67.

(4) T. Johnson : On *Bothrodendron (Cyclostigma) Kiltorkense* Haughton sp. (*The scientific Proc. Royal Dublin Society*, XIII, N. S., N° 34, pp. 500-528 ; pl. XXXV-XLI ; 7 text-fig, March. 1913). — *Bothrodendron kiltorkense* Haugt. sp. : its *Stigmaria* and cone (*Ibid.*, XIV, N. S., N° 13, pp. 211-214, pl. XIV-XVIII, Febr. 1914).

G, *Porodendron*. — Près du genre *Cyclostigma* (*Pinakodendron*) se range le nouveau genre *Porodendron* Zalessky (1), établi sur des empreintes carbonifères de Mugodzary, identique au *Lepidodendron tenerrimum* Auerb. et Trautsch. M. Nathorst (2) consacre au *Porodendron tenerrimum* quelques pages de son grand mémoire sur le *culm* du Spitzberg. Les cicatrices foliaires, sans coussinets, semblent généralement disposées suivant des orthostiques parallèles, la cicatricule médiane est seule bien visible, l'existence de deux cicatricules latérales n'a pas été démontrée. M. Nathorst crée un nouveau genre *Porostrobus*, distinct des *Lepidostrobus*, et qu'il présume avoir pu appartenir au *Bothrodendron*. Le *Porostrobus Zeilleri* (= *Lepidostrobus Zeilleri* Nathorst, 1894), a ses sporanges disposés en ordre spiralé ; c'est un strobile hétérosporé, mais les macrosporanges et les microsporanges sont rapprochés et non séparés dans des régions distinctes du strobile, comme chez les autres Lépidophytes. Les mégaspores sont mêlées aux microspores. M. Nathorst est d'avis que la paroi des macrosporanges peu consistante disparaissait, laissant les macrospores en liberté, comme c'est le cas dans le *Cyclostigma* (*Pinakodendron*) *Ohmanni* étudié par M. Kidston (1911).

G. *Omphalophloios*. — Le genre énigmatique *Omphalophloios* White, signalé de prime abord dans le Westphalien du Missouri, a été successivement découvert dans le Somerset (Angleterre), dans a *Radstockian series* des *Upper Coal Measures* (R. Kidston) ; en Belgique par MM. Deltenre, Mathieu (1), Dubois. Ce dernier observateur a remarqué un important gisement d'*Omphalophloios* au toit de la veine cinq, Paumes du Charbonnage du Pays de Liège. Plus récemment, M. Horich (2) l'a signalé dans le bassin de la Sarre, à un niveau plus élevé qu'en Belgique et plus bas qu'en Angleterre et Amérique. Les spécimens belges sont dignes d'intérêt. L'étude approfondie que MM. Cambier et Renier (3) en ont faite montre qu'il s'agit bien d'arbres munis de feuilles disposées en hélice, uninerviées, linéaires, aiguës. La présence de ces appendices a permis aux auteurs de démontrer que les coussinets et cicatrices avaient été jusqu'ici orientés en dessus et en dessous. Chaque coussinet comprend deux régions : une proéminence subtriangulaire marquée en son centre d'une cicatricule (trace de faisceau foliaire) et au-dessous une surface subovale, délimitée par un bourrelet, et munie d'une cicatricule qui peut correspondre à du tissu de *parichnos*. Les échantillons à structure conservée, quand on aura la bonne fortune d'en découvrir, pourront seuls fournir l'explication de cette structure particulière de la cicatrice foliaire. Quoique l'échantillon de la Sarre soit mal conservé, son examen confirme l'opinion des auteurs belges sur l'orientation des cicatrices.

---

(1) M. Zalessky : Note sur les débris végétaux du terrain carbonifère de la chaine de Mugodzary (*Bull. Com. géol.* St-Pétersbourg, XXVIII, n° 153).

(2) A. G. Nathorst : *op. cit.*, Nachträge zur paläozoischen Flora Spitzbergens. pp. 67-71, pl. V, fig. 11-16. Stockholm, 1914.

G. *Stigmaria*. — O. Lignier (4) a émis une interprétation de la souche des *Stigmaria*. Les rhizomes envasés se divisaient de place en place par dichotomie : l'une des branches issue de cette dichotomie se redressait en une tige aérienne, l'autre s'enfonçait dans le sol, se ramifiant en griffe par des dichotomies successives, très rapprochées. Les premières branches de la griffe, par suite de l'accroissement en diamètre du tronc aérien se trouvaient englobées dans la base de la tige ou souche, de laquelle se détachaient quatre branches stigmarioïdes principales.

---

(1) F. F. Mathieu : Esquisse paléontologique des Charbonnages du Nord de Charleroi (*Ann. Soc. géol. Belgique*, XXXVII, B, 135-143, 1910).

(2) O. Horich : Ein in Deutschland gefundenes Stück von *Omphalophloios anglicus* (*Yahrb. kgl. preuss. geol. Landesanst.*, XXXVI, II, 1, pp. 96-101, Taf. III, Berlin 1915).

(3) R. Cambier et A. Renier : Observations sur *Omphalophloios anglicus* Sternb. sp. (*Ann. Soc. géol. de Belgique*, XXXVIII, pp. 203-206, 1911). — Id. Observations sur *Cyclostigma Macconochiei* Kidston sp. et *Omphalophoios anglicus* Sternb. sp. (*Ann. Soc. géol. Belgique. Mém.* 1911-1912, pp. 68-80, pl. IX-XI, fig. 1-4).

(4) O. Lignier : Interprétation de la souche des *Stigmaria* (*Bull. Soc. bot. de France*, LX, 4^e sér., XIII, pp. 2-8, 5 fig., 1913).

Sur le mode de vie de ces *Stigmaria*, Grand'Eury a consigné les résultats de longues observations sur le terrain (1). Les *Stigmaria* sont des plantes autochtones, aquatiques. « Je crois en dernière analyse, écrit ce savant, que c'étaient des coureuses de fonds de marais et je pense qu'on les peut considérer comme ayant introduit le régime des fonds tourbeux où ont pris naissance un grand nombre de couches de houille » (2). « Les *Lepidodendron* avaient pour branches radicantes de véritables *Stigmaria* ramifiés par dichotomie... les souches de *Sigillaria* sont comparativement très réduites sous la forme de *Stigmariopsis*, à branches écartées peu nombreuses et appendices obliques » (3). D'autres *Stigmaria* étaient autonomes.

G. *Lepidodendron* et g. *Sigillaria*. — M. Kisch (4) a résumé les connaissances acquises et les idées émises sur le périderme des *Lycopodinées* fossiles. La structure de ce tissu a été analysée tout spécialement dans un bon nombre de *Lepidodendron* et *Sigillaria*. Il résulte de ces recherches que le périderme atteignait chez ces *Lycopodinées* fossiles un développement relativement grand et que son rôle, que l'auteur s'est efforcé de préciser, était avant tout de consolider la tige. Outre cette fonction mécanique principale, il pouvait avoir un rôle secondaire de tissu protecteur, comme le périderme des plantes actuelles, et probablement parfois celui de tissu de réserve. Ce périderme, même quand il était très développé, n'occasionnait pas la mort des tissus corticaux périphériques : auteur ne le considère donc pas comme de nature subéreuse.

M. Bower (5) dans une étude générale de la médullation chez les Ptéridophytes cite, comme preuve à l'appui de l'origine intrastélaire de la moelle, les *Lépidodendrées* : le *L. esnotense* et le *L. rhodunense* du *culm* ont une protostèle, le centre de la tige est occupé par une moelle de type mêlé, *mixed pith*, c'est-à-dire constituée de parenchyme et de trachéides; le *L. Harcourtii* du houiller possède une moelle parenchymateuse, etc...

---

(1) C. Grand'Eury : *Recherches géobotaniques sur les forêts et sols fossiles...* 1re partie, 2e livr., pp. 58-67, pl. X, Ch. Béranger, édit., Paris, 1913.

(2) Id. *ibid.*, p. 59.

(3) Id. *ibid.*, p. 49.

(4) Mabel H. Kisch : The physciological anatomy of the periderm of fossil Lycopodiales (*Ann. of. Botany*, XXVII, pp. 281-320, pl. XXIV, 27 text-fig., April 1913).

(5) F. O. Bower : On medullation in the Pteridophyta. (*Ann. of. Botany*, XXV, pp. 558-561, pl. XLVII, july 1911).

M. Gordon (1) a envisagé la flore fossile de la *Calciferous Sandstone series* de Pettycur (Ecosse) à ce même point de vue de l'évolution botanique. La localité de Pettycur est célèbre pour les végétaux à structure conservée qu'on y a recueillis. M. Gordon fait remarquer que les types de végétaux sont plus simples, plus primitifs que les types houillers. Parmi les *Lepidodendron*, le *L. Pettycurense* Kidston possède un axe central solide, le *L. Scottii* Gordon offre par places une moelle de type mêlé, tandis que chez le *L. Veltheimianum* on ne trouve au centre que du parenchyme médullaire. Le type mêlé de moelle est aussi constaté chez les formes les plus anciennes du Houiller.

(à suivre)

---

(1) W. T. Gordon : The fossil flora of the Pettycur limestone in relation to botanical evolution (*Geol. Magazine*, N. S., Dec. V., IX, p. 468, 1912 — *(British Association*. Sect. C. (geology), Dundee Sept. 1912).

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre **ALLORGE**

(suite)

A côté d'individus d'association correspondant, comme ceux-ci, à un type de taillis à sous-bois mésophile relativement homogène, on observe :

1° des taillis où la présence d'espèces à tendances méso-hygrophiles rappelle certains individus d'Aulnaie établis sur sol moins humide que l'Aulnaie typique.

2° des taillis présentant dans leur strate herbacée des éléments méso-xérophiles ou même franchement xérophiles dont l'existence ici établit le passage aux bosquets clairs de Chêne pubescent et de Bouleau (*Betula alba*).

Je compléterai les données floristiques relatives à cet ensemble silvatique en énumérant les espèces qui, dans les limites de ce territoire, ont leur habitat préféré dans ces bois mêlés établis sur calcaire :

H	*Bromus asper*	C	**H**	*Iris fœtidissima*	PC
H	*Brachypodium silvaticum*	CC	**Grh**	*Cephalanthera pallens*	PC
H	*Carex divulsa*	PC	**Chh**	*Helleborus fœtidus*	C
H	*C. digitata*	R	**H**	*H. viridis*	RR [1]
H	*Tamus communis*	C	**H**	*Anemone Hepatica*	RR [2]

---

[1] Parfois subspontanée au voisinage des jardins (vallée du Sausseron, vallée de l'Epte), cette plante paraît bien spontanée dans les bois frais de la « falaise » tertiaire exposés au Nord (Monts, Liancourt-Saint-Pierre).

[2] Omerville et sur les limites du Vexin français, à Jeufosse.

H	*Aquilegia vulgaris*	PC	**H**	*Viola hirta*	CC
Ph	*Clematis Vitalba*	C	**H**	*V. odorata*	C
H	*Actæa spicata*	PC	**Ph**	*Daphne Laureola*	PC
H	*Fragaria elatior*	R	**Ph**	*D. Mezereum*	PC
Ph	*Cratægus oxyacanthoides*	PC	**Ph**	*Cornus mas*	C
Ph	*Sorbus torminalis*	PC	**Ph (Ch)**	*Hedera Helix*	CC (1)
H	*Trifolium medium*	R	**H**	*Sanicula europæa*	CC
H	*Lathyrus silvestris*	R	**H**	*Pirola rotundifolia*	R
H	*Vicia tenuifolia*	R	**H**	*Lithospermum purpureo-cæruleum*	R (2)
H	*Euphorbia dulcis*	R	**H**	*Calamintha officinalis*	R (3)
H	*Mercurialis perennis*	CC	**H**	*Melittis melissophyllum*	PC
Ph	*Acer campestre*	C	**H**	*Stachys alpina*	PC
Ph	*Tilia parvifolia*	PC	**H**	*Digitalis lutea*	R (4)
H	*Hypericum montanum*	PC	**H**	*Campanula Trachelium*	C
H	*H. hirsutum*	C			

Ces bois calcaires mêlés où les éléments médio-européens sont nombreux rappellent les bois établis sur le calcaire jurassique dans la partie orientale du Bassin de Paris.

Au point de vue des formes biologiques, tous ces bois, depuis les taillis méso-hygrophiles jusqu'aux taillis méso-xérophiles, se caractérisent par un nombre très élevé de Phanérophytes — presque tous les arbres et arbustes s'y rencontrent — et d'Hémicryptophytes.

Les plantes herbacées, à assimilation continue, sont bien représentées ; en dehors des Chaméphytes, toutes herbacées, il faut signaler les espèces suivantes qui gardent des feuilles hivernales ou qui produisent, à l'arrière-saison, soit des rosettes, soit des pousses feuillées :

Aspidium lobatum
Brachypodium silvaticum
Luzula pilosa
Carex silvatica
C. divulsa
Iris fœtidissima
Sisymbrium Alliaria
Anemone Hepatica
Potentilla Fragariastrum
Fragaria vesca
Fragaria elatior
Geum urbanum
Chærophyllum temulum
Sanicula europæa
Pirola rotundifolia
Stachys alpina
Galium Cruciata
Asperula odorata
Lactuca muralis

---

(1) Parasité quelquefois par *Orobanche Hederæ* (parc de la Roche-Guyon, Magny).

(2) Le *Lithospermum purpureo-cæruleum* est cantonné dans les vallées de l'Epte et du Cudron (bois de la Roche-Guyon et d'Amenucourt, entre Montreuil-sur-Epte et Saint-Clair-sur-Epte, parc d'Halincourt) ; il faut noter qu'il manque sur les coteaux boisés de la rive droite de l'Epte (en Vexin normand) et qu'il trouve ici sa limite nord-occidentale (en France).

(3) Bois de la Roche-Guyon, Moussy, Trie-Château.

(4) Bois de la Roche-Guyon, Courcelles-les-Gisors, Arronville, Fosseuse, Chaumont-en-Vexin.

Le *Primula officinalis* développe ses rosettes à l'automne et cesse d'assimiler après sa floraison vernale ; d'autres espèces, au contraire, ont un repos hivernal prolongé telles *Lithospermum purpureo-cæruleum* (fig. 37), les *Hypericum, Melittis, Euphorbia dulcis, Digitalis lutea, Calamintha officinalis*, etc.

Certains bois développés dans la zone des marnes supra-gypseuses appartiennent au même type de bois ; le Frêne y est toujours abondant et constitue par place des petits peuplements purs à sous-bois d'ailleurs peu varié ; le *Brachypodium silvaticum* est, avec le Lierre, l'espèce qui domine le plus souvent.

Le relevé suivant en est un bon exemple :

Taillis mêlé de Frêne (**dt**), de Saule Marsault, de Viorne, de Coudrier et de Chêne pédonculé (r), sur marnes supra-gypseuses, à Dalibray, près Mézy.

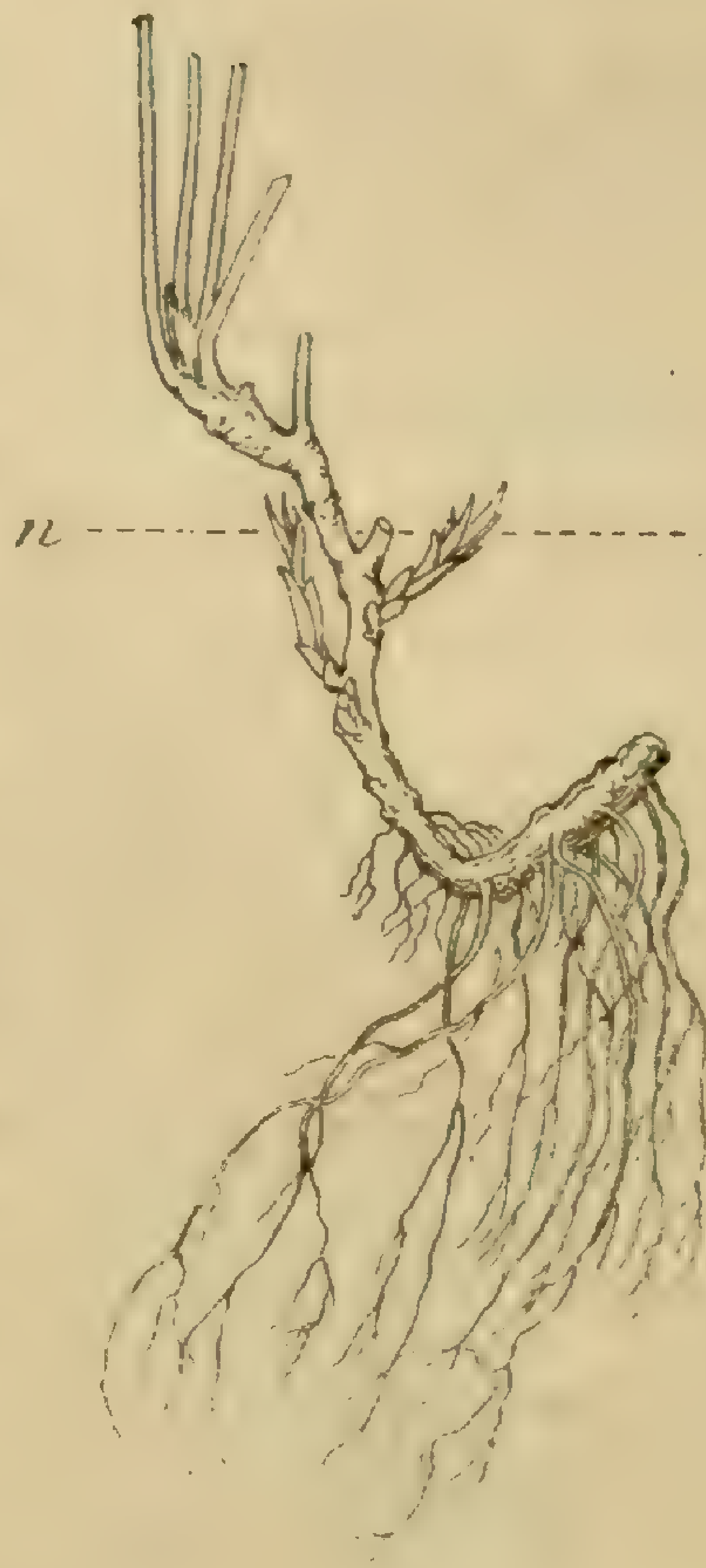


Fig. 37. — *Lithospermum purpureo-cæruleum* en hiver ; Hemicryptophyte à assimilation discontinue.

H	*Polystichum Filix-mas*	rr	**H**	*Fragaria vesca*	abt
H	*Brachypodium silvaticum*	**cdt**	**H**	*Viola hirta*	pa
H	*Carex silvatica*	**cdt**	**Ph**	*Daphne Laureola*	rr
H	*C. divulsa*	r	**H**	*Epilobium montanum*	rr
H	*C. pallescens*	r	**Ch (Ph)**	*Hedera Helix*	abt
Gtb	*Orchis montana*	pa	**H**	*Sanicula europæa*	pa
Gtb	*Aceras anthropophora* (1)	r	**Th**	*Torilis Anthriscus*	r
Grh	*Listera ovata*	abt	**H**	*Chærophyllum temulum*	r
Gb	*Colchicum autumnale*	r	**H**	*Primula officinalis*	pa
H	*Tamus communis*	abt	**H**	*Solidago Virga-aurea*	pa
H	*Ranunculus auricomus*	pa	**Th**	*Lampsana vulgaris*	r

Ces taillis représentent souvent des stades progressifs développés sur d'anciennes aires cultivées ; un stade intermédiaire, prairial

---

(1) C'est la seule localité vexinoise que j'ai constatée pour cette Orchidée.

(prairie à *Festuca arundinacea*), plus ou moins distinct suivant les modalités locales du repeuplement, précède souvent l'installation de ces bois mêlés.

Enfin, les haies et les rideaux arbustifs établis sur les mêmes sols que tous ces types de bois comportent une bonne partie des plantes énumérées dans les pages précédentes. Les Eglantiers, les Ronces, le Prunellier, l'Epine-Vinette, *Viola odorata*, *Lamium album*, *Torilis Anthriscus* y sont surtout abondants. C'est, en outre, la station préférée de plusieurs espèces subspontanées ou de naturalisation ancienne, telles *Physalis Alkekengi* (Parnes, Vigny, Seraincourt, Tessancourt, Nucourt), *Scrofularia vernalis* (Jambville), *Nepeta Cataria* (vallée du Montcient, Limay), *Anchusa sempervirens* (Vallangoujard), *Hesperis matronalis*.

Il me reste à dire quelques mots de la florule qui s'installe dans les clairières de ces bois calcaires dès que les arbres sont abattus; cette florule est surtout remarquable par le nombre élevé d'espèces rudérales ou subrudérales qu'on y rencontre, ainsi :

Th *Polygonum aviculare*
H *Plantago major*
Th *Sonchus asper*
H^2 *Carduus crispus*
Th *Lampsana communis*
H *Lappa minor*
H^2 *Cirsium lanceolatum*
Th *Galium Aparine*
H^2 *Lactuca virosa*

Comme l'ont montré les belles recherches d'H. Hesselman sur les forêts suédoises [133], la nitrification abondante qui se produit dans le sol consécutivement à l'augmentation rapide de l'intensité lumineuse, détermine l'apparition de toute une série d'espèces nitratophiles ; en dehors des rudérales ci-dessus nommées, les espèces suivantes qui se rencontrent dans les clairières de bois calcaires de notre territoire, rentrent dans cette catégorie :

H^2 *Verbascum Thapsus*
H^2 *V. phlomoides*
Th *Galeopsis Tetrahit*
H *Urtica dioica*
H *Lappa nemorosa* (1)

De très nombreuses espèces peuvent s'introduire dans les clairières ; en dehors des rudérales dont l'importation est due à l'homme, les messicoles et les mésophiles de prairies sont toujours bien représentées, et la liste complète des plantes observées dans les clairières et les coupes comporte, en conséquence, une quantité d'éléments accidentels dont l'énumération est sans grand intérêt.

---

(1) Cette Bardane n'est pas aussi rare qu'on le dit et a sans doute été souvent méconnue ; en dehors des localités vexinoises (Aincourt, Chaumont-en-Vexin, Hadancourt-le-Haut-Clocher), je l'ai plusieurs fois observée dans les forêts du Nord-Ouest [8].

Les successions alternantes qui se déroulent dans les bois exploités ont été souvent signalées et analysées, je n'y reviendrai pas ici.

* * *

Sur les talus et les banquettes des chemins creux qui traversent ces bois calcaires, une population muscinale, localement très dense, mais assez pauvre en espèces, constitue un petit groupement subordonné qui comprend les éléments suivants :

Plagiochila asplenioides
Chiloscyphus polyanthus
sax *Lophocolea minor*
sax *L. bidentata*
sax *Lejeunea serpyllifolia*
Fissidens bryoides
F. taxifolius
Rhodobryum roseum
Mnium affine
sax *M. undulatum*
M. stellare
M. punctatum
sax *Thamnium alopecurum*
Isothecium viviparum
sax *Campylium Sommerfeltii*
Ctenidium molluscum
Rhytidiadelphus triqueter
Stereodon cupressiformis
Plagiothecium denticulatum
Brachythecium rutabulum
B. velutinum
Eurhynchium Schleicheri
E. striatum
E. piliferum

Dans les parties plus sèches, mais également ombragées, plusieurs de ces espèces disparaissent ou se localisent à la base des talus tandis que s'installent plusieurs Mousses à tendances xérophiles :

sax *Fissidens cristatus*
Didymodon rubellus
Tortula subulata
sax *Encalypta contorta*
Weisia viridula
sax *Neckera complanata*
sax *Anomodon viticulosus*
Scleropodium purum
Eurhynchium strigosum (1)

Quelques-unes des Muscinées citées dans ces deux listes et précédées de l'abréviation *sax* (saxicole) se retrouvent sur les rochers, les rochers calcaires surtout ; plusieurs sont également corticoles et la hauteur à laquelle on les rencontre sur les troncs, dans les bois, est en rapport avec le couvert et avec l'humidité plus ou moins grande des couches basses de l'air ; l'espèce la plus sensible à cet égard est le *Thamnium alopecurum* qui abandonne parfois les substratums inorganiques pour s'installer à la base des troncs.

---

(1) Bois du Chênay.

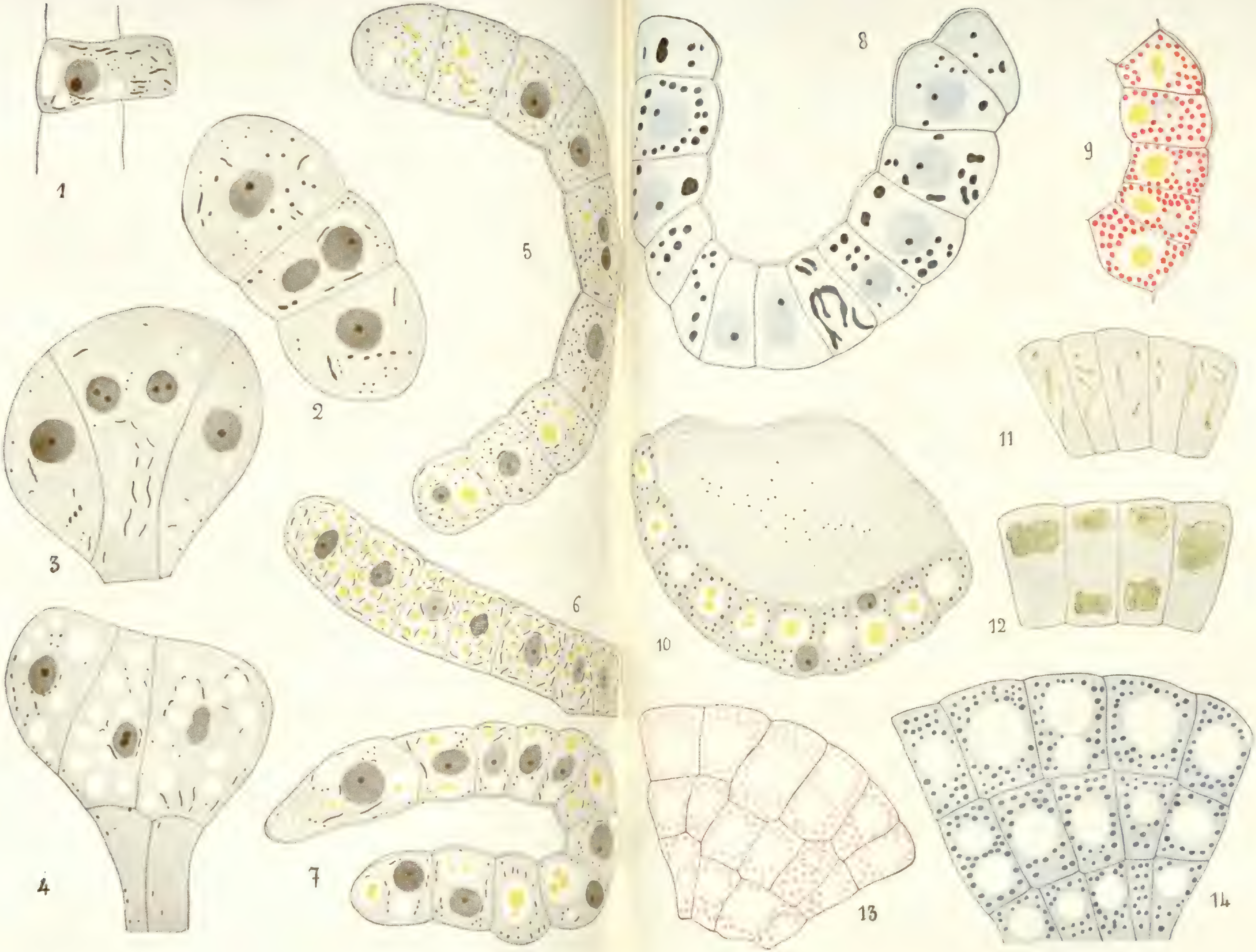
Il faut remarquer que les *Encalypta contorta*, *Didymodon rubellus*, *Weisia viridula* préfèrent les sols sableux calcaires ; *Tortula subulata* végète également sur les sables siliceux secs et ombragés ; *Fissidens taxifolius*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Mnium stellare*, *Eurhynchium Schleicheri*, *E. piliferum* viennent surtout sur les parties marneuses ou argileuses de ces talus.

Dans ce groupement muscinal, les espèces montagnardes surtout sont bien représentées ; c'est ainsi qu'on y observe, entre autres, *Rhodobryum roseum*, *Mnium stellare*, *Eurhynchium strigosum*, *Encalypta contorta* qui, en montagne, atteignent ou dépassent la limite des forêts. Cette dernière espèce est même quelques fois fertile ici ce qui est rare en plaine.

Enfin, quelques Fougères se rencontrent sur ces talus, dans les parties les plus fraîches *Scolopendrium officinale*, *Aspidium lobatum* et *Polystichum Filix-mas*, dans les parties plus sèches *Asplenium Trichomanes*, toujours rare dans cette station, et *Polypodium vulgare*.

(A suivre)

Nemours. — Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

F. Moreau del.

Brun, sc.

Sécrétion de la Lupuline chez le Houblon cultivé.

QUELQUES EXPÉRIENCES
SUR LA
FERTILISATION PRÉALABLE DES SEMENCES

par M. GUILLAUMIN

> Mon attention a été récemment appelée de nouveau sur l'intérêt que peut présenter la fertilisation préalable des semences.
>
> (*Circulaire de M. le ministre de l'Agriculture du 29 novembre 1919*).

La question des « fertilisants », c'est-à-dire des sels chimiques, des corps organiques ou des drogues mal définies qui, ajoutés à l'eau dans laquelle on ferait tremper les graines avant de les ensemencer augmenteraient le rendement, ne date pas d'hier puisqu'on la trouve déjà exposée dans le *Théâtre de l'Agriculture* d'Olivier de Serres, contestée par Duhamel de Monceau en 1760. Les opinions les plus opposées ont été soutenues depuis.

Dans ces toutes dernières années, des théoriciens comme Mlle Robut (1), des techniciens comme M. Bachelier et M. Villecocq concluent (2) que « *ces procédés... n'offrent aucun intérêt et qu'il y a lieu, pour prévenir des insuccès et de grosses déceptions, de mettre les cultivateurs en garde contre eux* ».

Par contre, des agriculteurs praticiens qui, dans les Hautes-Alpes, l'Isère et les Bouches-du-Rhône, ont effectué des essais à l'instigation des Directeurs des services agricoles de ces départements, prétendent avoir obtenu « *de très beaux résultats* » (3), tandis que dans l'Eure-et-Loir « *les excédents (de rendement) sont en faveur des semences n'ayant subi aucune préparation* » (1).

---

(1) Thèse 1917.

(2) *C. R. Acad. Agric.* Février 1921.

(3) Nature 1921.

J'ai voulu me faire une opinion personnelle sur la question, en expérimentant comparativement avec un sel chimique : le nitrate d'ammoniaque et un corps organique : le peptonate de corne c'est-à-dire la corne solubilisée et en traitant des semences de familles variées : Pois, Carotte, Radis et Orge.

Les deux premières séries d'expériences avec les Pois et les Carottes n'ont pas réussi pour des causes climatériques absolument étrangères aux expériences ; ce ne sont donc que des résultats fragmentaires que j'expose ici et qu'il y a lieu de reprendre.

⁂

INFLUENCE DU TREMPAGE DANS L'EAU PURE

D'une façon absolument constante, j'ai remarqué que la germination était très sensiblement avancée par le trempage à l'eau pure par rapport aux graines non trempées : c'est un fait bien connu du reste, dont il est largement tenu compte dans la pratique horticole et sur lequel il n'y a pas lieu d'insister ici. Je dirai cependant que cette heureuse influence ne saurait être mise en relation avec l'été exceptionnellement sec que nous venons de subir, car les expériences ont été maintenues dans les conditions d'humidité d'un été favorable.

⁂

INFLUENCE DU TREMPAGE DANS LE NITRATE D'AMMONIAQUE OU LE PEPTONATE DE CORNE

I

A. Radis

J'ai employé des concentrations de 4 °/₀₀ parce qu'elles correspondent au chiffre moyen indiqué comme le plus favorable les auteurs parlent de 3 à 6 °/₀₀.

---

(1) GAROLA *Rapp. Ferm. expér.* 1921.

Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau I qu'illustrent les figures.

TABLEAU I

	5 MINUTES			1/2 HEURE			1 HEURE			24 HEURES		
	Eau	Nitrate d'Ammoniaque	Peptonate de corne	Eau	Nitrate d'Ammoniaque	Peptonate de corne	Eau	Nitrate d'Ammoniaque	Peptonate de corne	Eau	Nitrate d'Ammoniaque	Peptonate de corne
Nombre de germinations . . . . . (pr 20 graines semées)	16	13	16	10	13	12	17	4	13	12	2	10
Poids moyen des tubercules	5.38	4.90	4.93	4.87	3.63	4.16	3.58	3.50	4.15	3.08	2.50	3.05
Poids moyen des feuilles.	6.53	6.18	5.93	4.5	2.90	3.66	2.88	2.25	3.15	3.98	2.25	2.90

Les conclusions qui paraissent s'en dégager sont les suivantes :

a) *Nitrate d'ammoniaque.*

1° Un long trempage (dépassant 1 heure) est nettement nuisible à la germination (1).

2° Un long trempage (dépassant 1 heure) réduit le développement des feuilles sans amener, par compensation, un plus grand développement chlorophyllien. L'effet sur le tubercule est plus appréciable.

b) *Peptonate de corne.*

1° Un long trempage (dépassant 1 heure) est peu ou pas nuisible à la germination.

---

(1) L'expérience recommencée en faisant tremper les graines 1 heure a été de nouveau défavorable, cependant moins que dans l'expérience figurant dans le tableau précédent.

2° Un long trempage (dépassant 1 heure) ne donne pas de résultats concordants sur l'augmentation ou la diminution des feuilles ou du tubercule.

B. Orge.

J'ai employé les mêmes concentrations et les mêmes durées de trempage. Dans aucun cas, le trempage dans le nitrate d'ammoniaque et le peptonate de corne n'a paru nuisible à la germination ou au développement ultérieur. Après un trempage de 5 minutes, la germination a même été très sensiblement accélérée surtout avec le peptonate de corne. Par suite d'un accident, il ne m'est pas possible de donner le tableau des rendements en paille et en grain, mais il est certain que l'Orge ne se comporte pas comme le Radis.

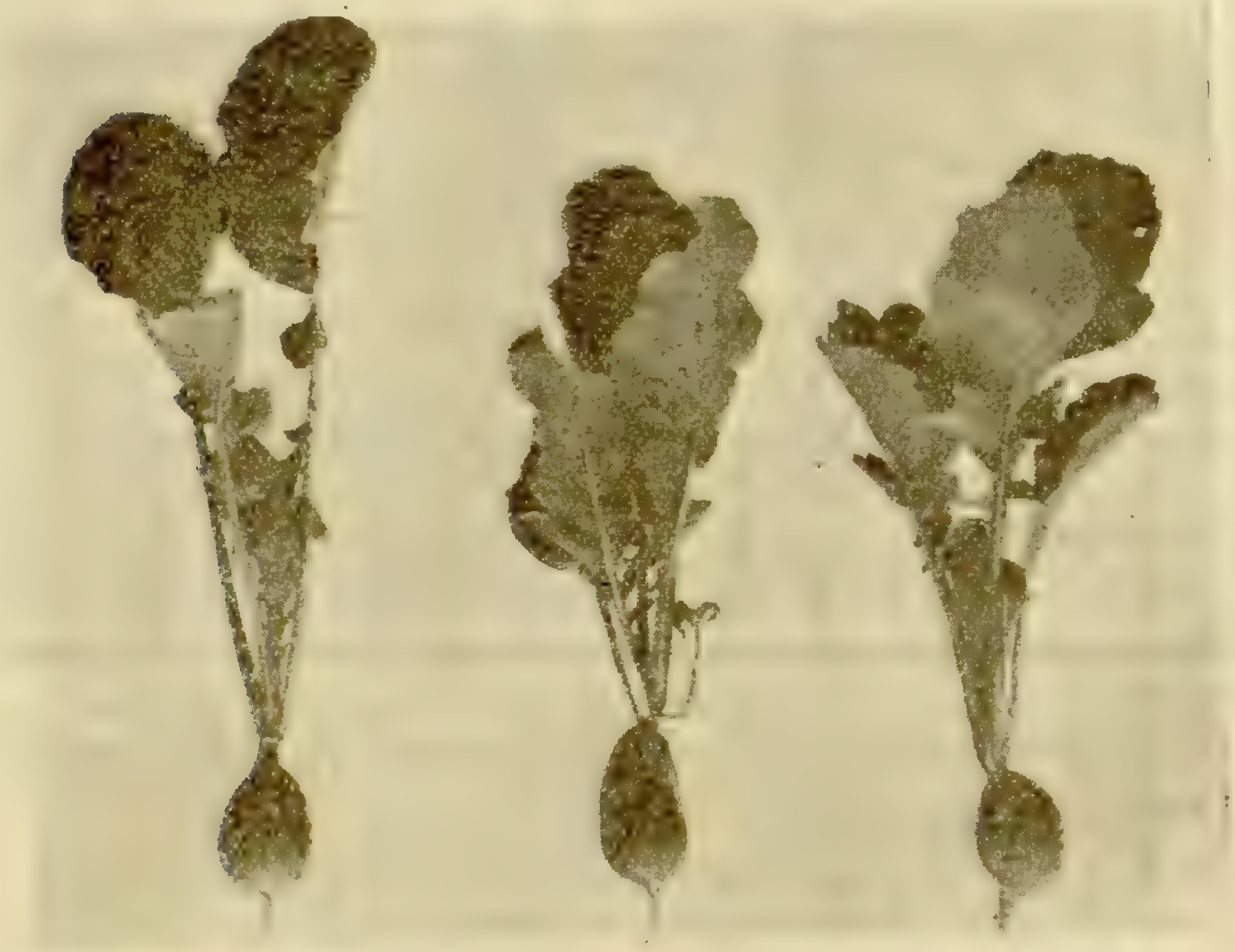


Fig. 1 à 3. — Radis dont les graines ont subi un trempage de 1 heure.

II

Des expérimentateurs ont employé, non des solutions titrées, mais des doses d'engrais en rapport avec le poids des semences, par exemple 2 °/₀. On conçoit que les résultats de cette manière de faire ne puissent être comparables entre eux car, suivant les quantités d'eau employées, les solutions n'ont pas eu le même titre mais étaient en général très diluées et les durées du trempagie indiquées extrêmement courtes.

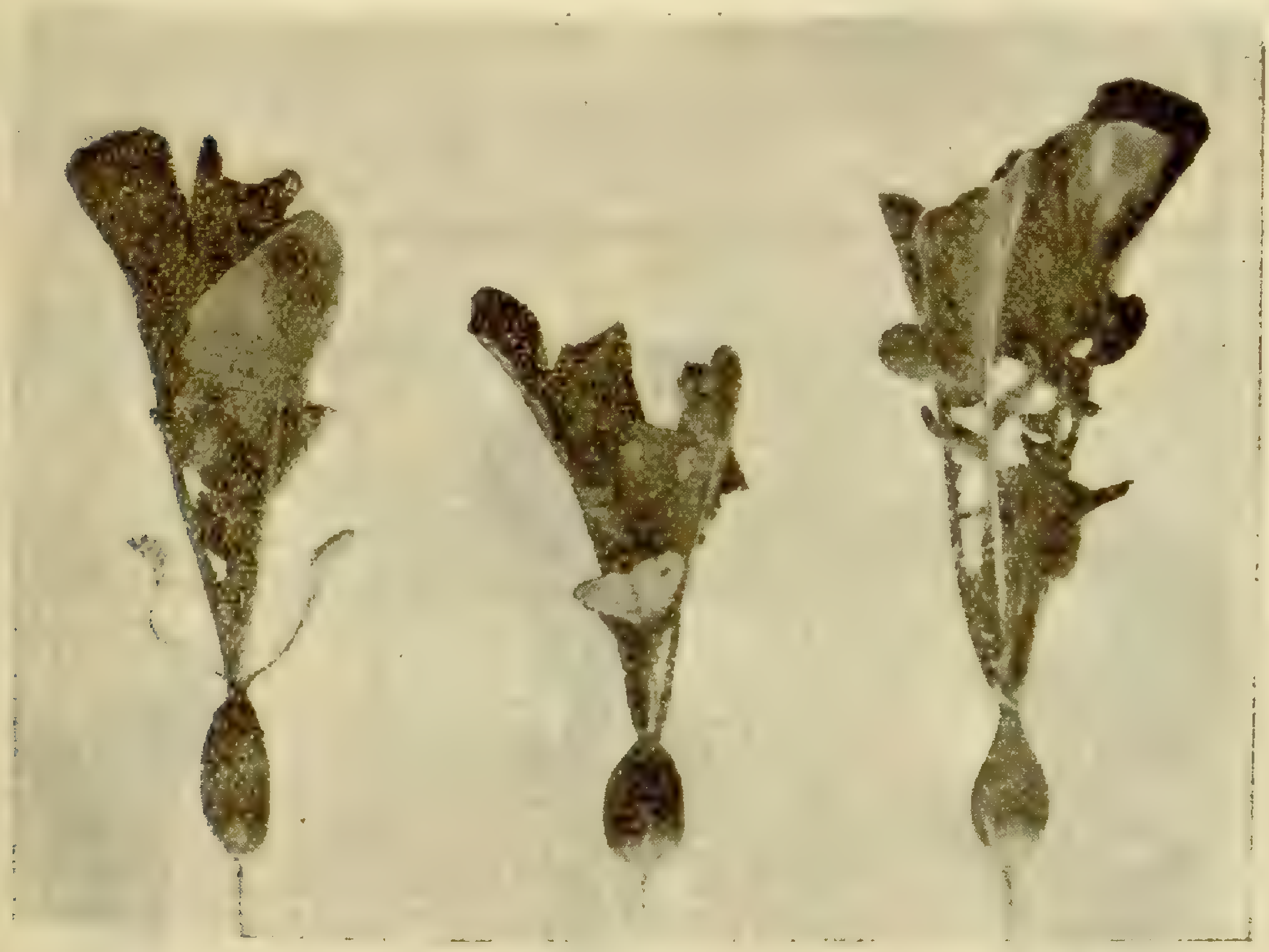


Fig. 4 à 6. — Radis dont les graines ont subi un trempage de 24 heures : à gauche eau pure, au milieu nitrate d'ammoniaque à 4 °/₀, à droite peptonate de corne à 4 °/₀.

J'ai donc expérimenté avec le Radis et l'Orge trempés 5 min. Pour l'Orge, les résultats n'ont différé en rien de ceux obtenus avec l'eau pure.

Pour le Radis, il en a été tout autrement : si l'activité germinative n'a été ni augmentée ni diminuée, il n'en a pas été de même pour le rendement, comme on peut le voir dans le tableau II et sur les figures 7 à 9.

TABLEAU II

	5 MINUTES		
	Eau	Nitrate d'Ammoniaque	Peptonate de corne
Nombre de germinations (pour 20 graines semées)	13	15	13
Poids moyen des tubercules	0 gr. 76	1 gr. 60	0 gr. 46
Poids moyen des feuilles	1 gr. 76	2 gr. 60	1 gr. 38

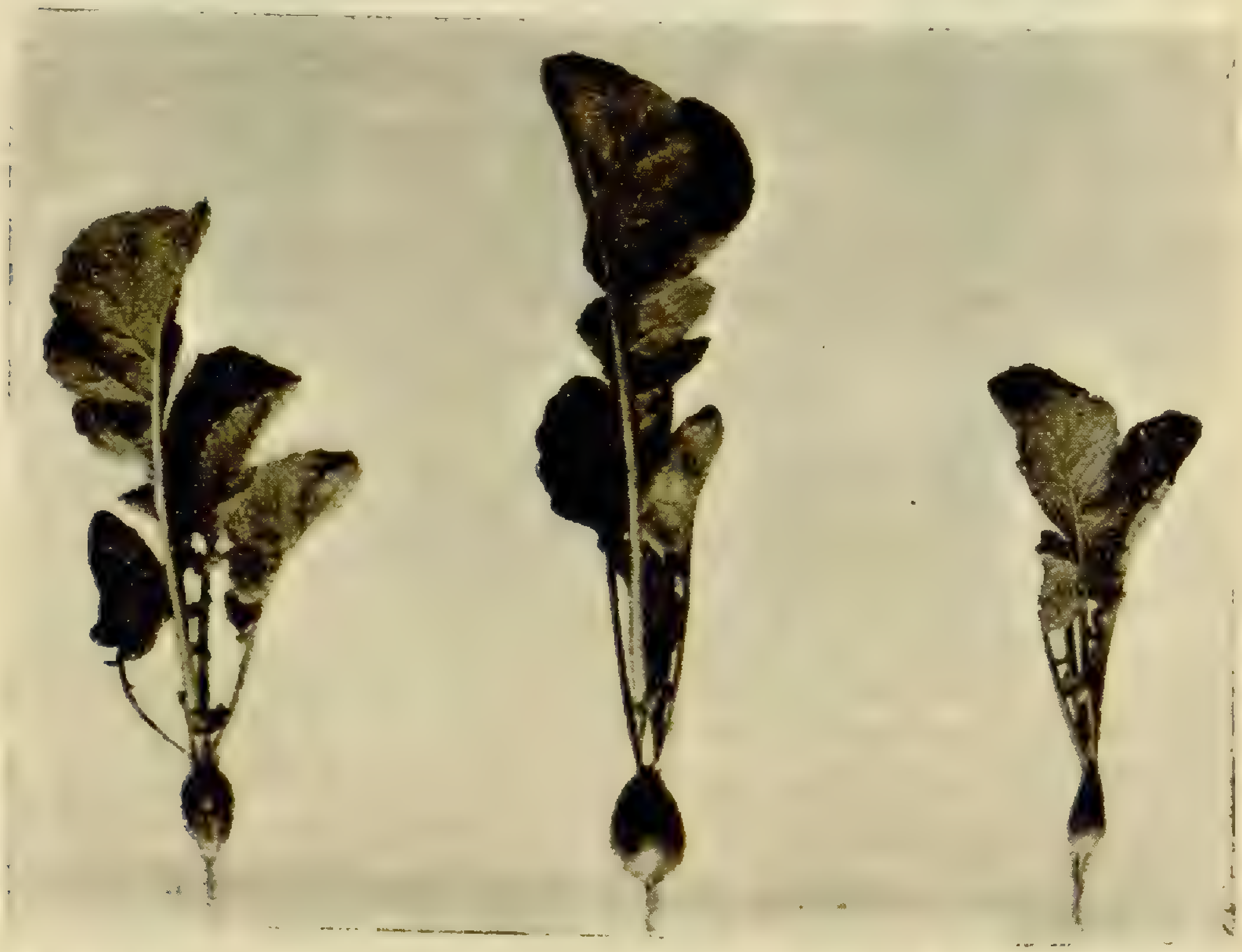


Fig. 7 à 9. — Radis dont les graines ont subi un trempage de 5 minutes : à gauche eau pure, au milieu nitrate d'ammoniaque à très faible dose, à droite peptonate de corne à très faible dose.

Ces chiffres ne peuvent cependant être comparés en valeur absolue à ceux du tableau I, car la récolte n'a pas eu lieu en même temps ni la culture à la même époque, mais il n'en apparaît pas moins que :

a) le *nitrate d'ammoniaque* a produit un développement plus grand du tubercule et surtout des feuilles, mais celles-ci étaient d'un vert clair dénotant une réduction de la chlorophylle ;

b) le *peptonate de corne* a, par contre, produit une réduction très sensible du tubercule et des feuilles, mais celles-ci étaient d'un vert foncé provenant d'une abondance de chlorophylle.

⁂

En résumé :

1° le trempage dans l'eau favorise et hâte nettement la germination ;

2° l'effet du trempage des graines dans des solutions d'engrais est très différent suivant les plantes expérimentées et les doses employées.

A 4 $^{0}/_{00}$

a) le nitrate d'ammoniaque est nettement nuisible pour la germination du Radis quand la durée atteint et dépasse 1 heure ;

b) le peptonate de corne est sans effet appréciable pour les mêmes durées.

A très faible dose.

a) le nitrate d'ammoniaque est favorable et active la germination de l'Orge et augmente le rendement du Radis à la suite de trempage de faible durée ;

b) le peptonate de corne active très notablement la germination de l'Orge, mais est nuisible au rendement du Radis pour des trempages très courts, mais il paraît y avoir, par contre, un plus grand développement chlorophyllien.

Comme on le voit, la question est très complexe, des expériences plus nombreuses, et en employant des doses très faibles, sont nécessaires et il est prudent, si certains trempages sont sans effet et en admettant même qu'il y en ait de favorables en employant une dose à déterminer et un temps à préciser pour telle ou telle plante, de mettre les cultivateurs en garde contre les espoirs exagérés qui pourraient se traduire par de grosses déceptions.

SUR LE

NANISME DES FEUILLES DES ARBRES

par M. Fernand **OBATON**

Les feuilles adultes d'un arbre peuvent avoir des surfaces très diverses. Je me suis proposé d'étudier comparativement la structure des feuilles de tailles différentes sur les branches normales d'un même arbre. Le jardin du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, où ce travail a été fait, m'a fourni d'excellents échantillons.

Dans le choix des échantillons il était nécessaire de s'assurer que les petites feuilles prises comme sujet d'étude avaient atteint leur état adulte ainsi que les grandes. Pour cela, je me suis toujours adressé à des feuilles insérées sur la même branche et de telle façon que la petite soit inférieure à la grande qui lui était comparée. Enfin j'ai éliminé tous les échantillons manifestement altérés.

I. — Castanea vulgaris.

1. *Morphologie externe.* — J'ai choisi pour étudier cette espèce un rameau qui portait à l'aisselle de son bourgeon terminal une feuille de grandeur normale, et, insérée quatrième au-dessous de cette dernière, une feuille plus petite. La figure 1 montre les positions respectives des 2 feuilles. Dans ces conditions il est évident que la petite feuille est plus âgée que l'autre. La petite feuille a une longueur de 45 millimètres et une largeur de 20. Le rapport $\frac{\text{longueur}}{\text{largeur}} = \frac{45}{20} = 2{,}25$. La grande feuille est longue de 160 milli-

mètres et large de 60 ; $\frac{160}{60} = 2,06$. Ces rapports différents indiquent que ces deux feuilles d'inégale surface sont en outre dissemblables. Car, pour que la petite feuille soit la réduction géométrique de la grande, il faudrait trouver pour sa longueur et sa largeur les nombres 41 et 20 ; $\frac{41}{20} = 2,06$, rapport observé chez la grande feuille. Donc la petite feuille a une longueur relativement plus grande. On ne peut pas assimiler le contour de la petite feuille à celui de la grande car on constate, en regardant la figure, que son limbe tend à s'arrondir, surtout vers la base, ce qui fait que, par rapport à sa longueur, elle présente une surface supérieure à celle de la grande. En effet, si la petite feuille avait la largeur de la grande, elle aurait une surface de 0 dm^2,837 au lieu de 0 dm^2,629, qui est la surface de la grande.

Si l'on considère comparativement le système vasculaire des deux feuilles, on constate que la petite feuille possède 12 nervures et la grande 23. Il n'y a pas de rapport entre la surface desservie et le nombre des nervures, car, sans faire de mesures précises, on peut facilement voir que la petite feuille est contenue plus de 2 fois dans la grande. Il n'y a pas non plus de relation avec la longueur car $\frac{160}{45}$ est différent de $\frac{23}{12}$.

En résumé, au point de vue de la morphologie externe une petite feuille n'est pas la réduction d'une grande.

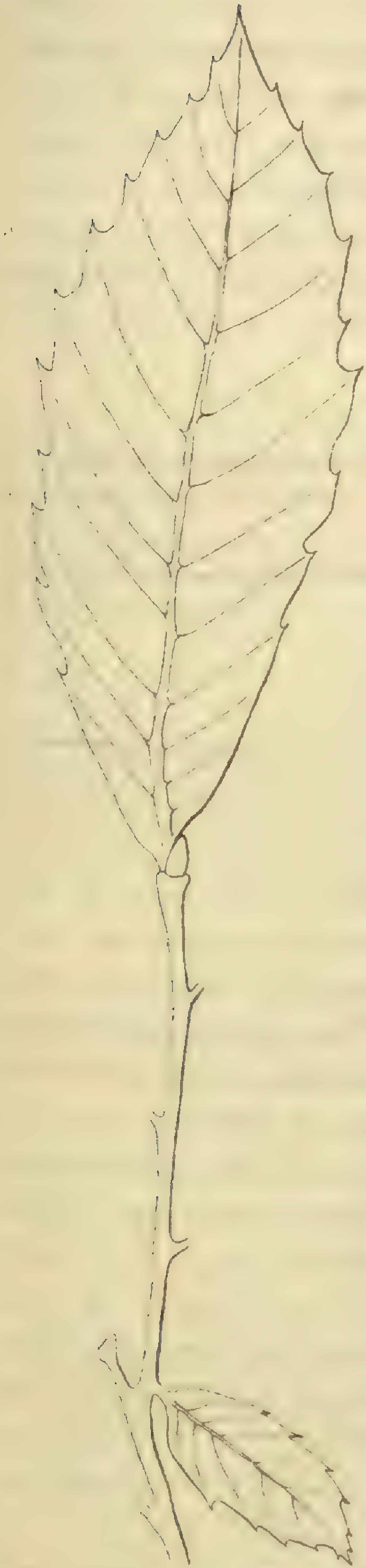


Fig. 1. — Rameau portant une petite et une grande feuille de Châtaignier.

2. *Morphologie interne.* — En pratiquant deux coupes perpendiculaires à la surface du limbe dans les deux feuilles, et en les examinant comparativement à l'aide d'un oculaire micrométrique, on constate d'abord que la partie parenchymateuse présente la même épaisseur dans les deux échantillons. Il y a, dans les deux cas, un épiderme, une assise de cellules palissadiques et du tissu lacuneux. Tous ces tissus ont la même épaisseur approximativement, si bien qu'en examinant deux régions dépourvues de nervure il est impossible de dire si l'on a affaire à une petite feuille ou à une grande. Le tableau ci-dessous donne quelques nombres :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De la face supérieure de l'épiderme	10	11
Du tissu palissadique	20	21
Du tissu lacuneux	20	20
De la face inférieure de l'épiderme	8	8
Épaisseur totale des feuilles (1)	58	60

Les éléments anatomiques ayant les mêmes dimensions et présentant la même disposition, on peut se demander si dans les deux cas une plage déterminée de parenchyme sera irriguée par des vaisseaux de même taille et en même nombre. Dans ce but j'ai comparé la coupe transversale de deux nervures secondaires, l'une provenant de la petite feuille et l'autre de la grande feuille, de telle façon qu'elles desservent la même surface de limbe. Les deux nervures avaient même longueur et la coupe a été faite au milieu de chacune d'elles.

Les deux préparations présentent le même aspect. Traitées par le carmin-vert d'iode elles montrent une masse ovale de tissu coloré en vert qui contraste avec la couleur rose des tissus du limbe. Cette masse arrive au contact de l'épiderme de la face supérieure ou interne tandis qu'elle est séparée de l'épiderme externe par un tissu cellusosique. En allant de la face interne à la face externe, on note : l'épiderme, quelques cellules de tissu sclérifié, un parenchyme ligneux dans lequel se trouvent des vaisseaux dont la lumière est extrêmement réduite et non mesurable, puis trois vaisseaux dont le calibre croît progressivement, le plus gros étant adossé au liber. Le liber des cellules sclérifiées, du tissu cellulosique et l'épiderme de la face inférieure à éléments notablement plus petits que celui de la face supérieure complètent les deux coupes. Le tableau suivant apporte quelque précision.

---

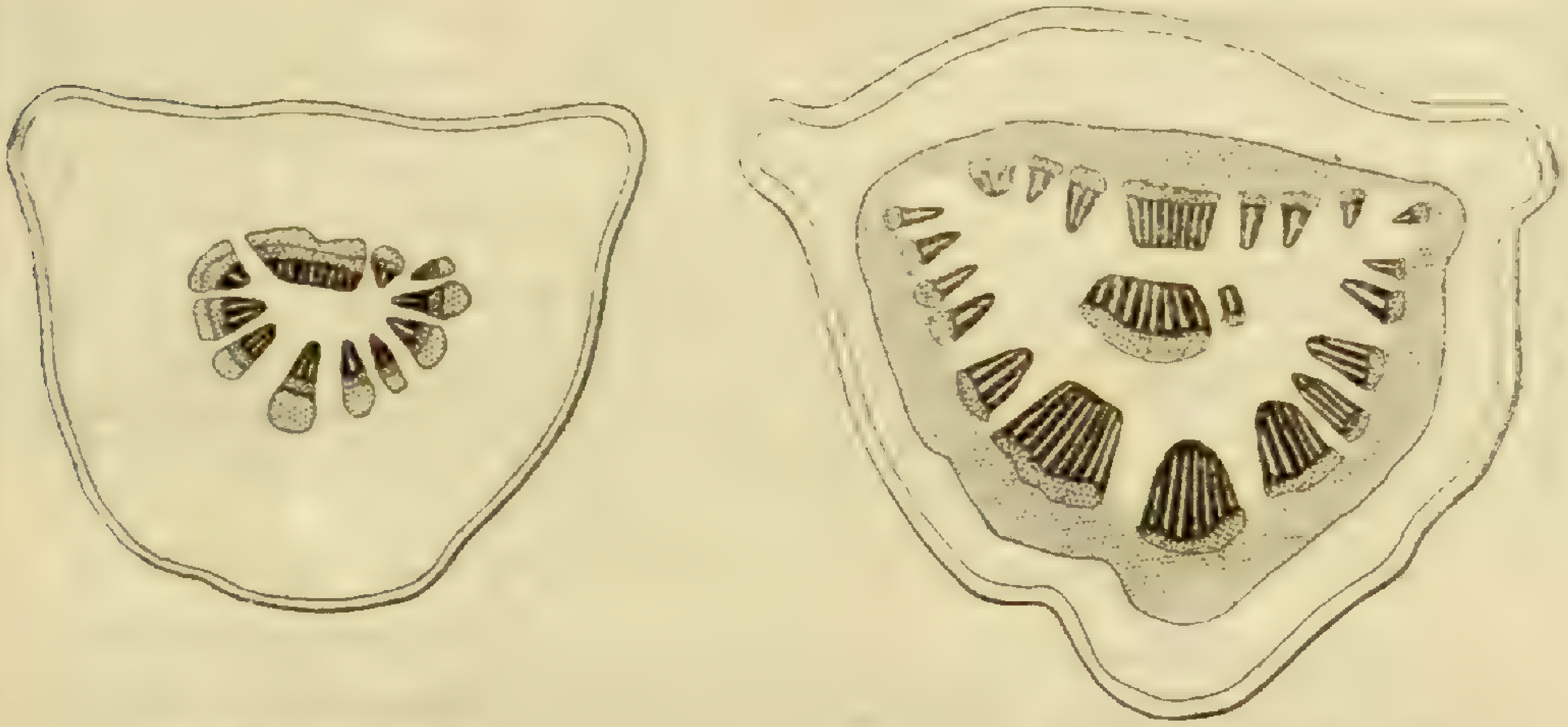
(1) Ces chiffres ont été obtenus en mesurant les épaisseurs à l'aide de l'objectif $\frac{1''}{12}$ 1,30 Koritska et de l'oculaire micrométrique 3 de Zeiss.

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	5	5
Du tissu sclerifié	17	10
Du bois total	16	16
Du 1er vaisseau mesurable	2	3
Du 2e — —	4	4
Du 3e — —	5	5
Du liber	3	3
Du tissu sclérifié	7	10
Du tissu cellulosique	19	18
De l'épiderme de la face inférieure	3	2
Épaisseur totale des coupes	81	76

Ce tableau nous montre : 1° que les nervures desservant une même surface de limbe ont sensiblement le même diamètre à 6 °/o près, ce qui est dans l'ordre d'approximation des mesures : 2° que ces nervures comportent les mêmes tissus et en quantités semblables ; 3° que les vaisseaux réellement conducteurs de la sève sont au nombre de trois dans chaque coupe et qu'ils ont des lumières égales.

Jusqu'ici il y a analogie complète entre la petite feuille et la grande. Pour que nous puissions dire que la petite feuille est une portion de la grande, il faudrait retrouver le long de la nervure médiane de la grande feuille la structure du pétiole de la petite feuille.

Coupons dans la région de la nervure de la grande feuille qui a le *même diamètre* que le pétiole de la petite feuille. La coupe de la nervure présente dans son cylindre central une couronne de faisceaux libéro-ligneux et un faisceau central. Le pétiole de la petite feuille a bien aussi des faisceaux disposés sur un demi cercle comme dans la nervure de la grande feuille, mais il ne montre pas trace de faisceau central différencié dans le tissu médullaire. Puisque cette notion d'épaisseur est insuffisante pour établir l'analogie que nous cherchons, coupons la nervure de la grande feuille dans une région qui soit physiologiquement comparable au pétiole de la petite feuille, c'est-à-dire qu'elle desserve la même surface de limbe. Dans ces conditions la nervure de la grande feuille a un plus petit diamètre que celui du pétiole. La couronne de faisceaux libéro-ligneux subsiste mais c'est à peine si l'on distingue dans le tissu médullaire trois ou quatre cellules à parois cellulosiques, tubes criblés ou cellules annexes, et, à côté d'eux, la section d'un élément qui est plus lignifié que le reste du tissu et qui paraît être un vaisseau du bois. Par conséquent, le faisceau libéro-ligneux central a presque complètement disparu. En coupant un peu plus haut, on n'en trouve plus trace, il a achevé de s'épuiser dans la nervure sus-jacente. Nous arrivons à cette conclusion que la petite feuille est bien comparable à un fragment de la grande et non pas à une réduction de celle-ci à une échelle donnée.



grande feuille

petite feuille

Fig. 2. — Coupe transversale des deux pétioles dans la région de la caractéristique.

En résumé, dans l'espèce *Castanea vulgaris* on constate que les éléments anatomiques pris dans deux limbes de dimensions très différentes sont superposables, que les vaisseaux qui irriguent une quantité déterminée d'éléments sont en même nombre et ont même largeur, que le groupement de ces vaisseaux en faisceaux se fait de la même manière et qu'enfin la structure du pétiole ou de la nervure est fonction du nombre d'éléments desservis.

Ces faits montrent qu'il ne saurait y avoir rien d'absolu dans la « caractéristique pétiolaire ». Car nous venons de voir que dans le cas du *Castanea vulgaris*, les pétioles de la grande et de la petite feuille diffèrent par la présence, dans la grande feuille, d'un faisceau libéro-ligneux central. Les deux schémas (fig. 2) montrent l'aspect des deux pétioles. Ce faisceau anormal est bien en rapport avec la surface foliaire desservie puisqu'à un certain endroit il disparaît de la nervure de la grande feuille. D'autre part, nous avons vu que les coupes comparatives des deux nervures secondaires irriguant la même surface foliaire sont absolument semblables. Donc, la caractéristique pétiolaire ne peut exister que dans le cas de limbes ayant tous la même surface. En certains cas, les surfaces desservies doivent être assez rigoureusement égales car la petite feuille, qui ne présente pas de faisceau central, a une longueur de 45 mm. et une largeur de 20 tandis qu'une autre feuille longue de 55 mm. et large de 26 possède un faisceau central. Avec cette longueur de 45 mm. nous sommes arrivés à peu près à la surface maxima qui permet aux faisceaux libéro-ligneux de se disposer sur un seul demi-cercle, dans le *Castanea vulgaris*.

2. — Ligustrum japonicum.

1. Morphologie externe. — Le Troène présente des petites feuilles sur la plupart de ses branches. Dans l'exemple choisi, la petite feuille était insérée à la base du rameau et, au-dessus d'elle, se trouvaient des feuilles dont la surface était de plus en plus grande à mesure qu'on se rapprochait de l'extrémité de ce rameau. Cette disposition est fréquente chez le Troène, mais elle n'est pas constante. On peut trouver par exemple des grandes feuilles depuis la base du rameau jusque vers le milieu puis brusquement une paire de petites feuilles. Au nœud suivant sont insérées deux feuilles normales. Les petites feuilles peuvent être attachées très près du sommet. Je n'ai jamais pris ces échantillons pour être sûr de ne pas être en présence de feuilles jeunes. La forme des petites feuilles est variable. En général elles diffèrent beaucoup des grandes. Ces feuilles tendent à s'arrondir : le sommet aigu de la feuille normale s'aplatit et le limbe devient circulaire. D'autres fois, le limbe se creuse et la feuille est bilobée. J'ai pu observer des feuilles ayant quatre lobes. Chez le *Ligustrum*, avec plus d'évidence encore que chez le *Castanea*, on peut observer que la petite feuille a la surface maxima compatible avec sa longueur. Considérons le rapport $\frac{\text{longueur}}{\text{largeur}}$ des deux échantillons, ayant respectivement 65 mm. de longueur sur 30 mm. de largeur, et **13** de longueur sur 10 de largeur. Rapports $\frac{65}{30} = 2,10$; $\frac{13}{10} = 1,3$. Donc la petite feuille est plus large par rapport à sa longueur que la grande, et, si on ramenait les deux feuilles à la même longueur, on trouverait évidemment une surface plus grande pour la petite feuille. Donc, au point de vue de la morphologie externe, nous arrivons à la même conclusion que pour le *Castanea* : la petite feuille ne représente pas une grande feuille à échelle réduite.

2. *Morphologie interne.* — Sur des coupes transversales des deux feuilles, on voit que les parties parenchymateuses des limbes présentent la même épaisseur.

Les éléments affectent la même disposition et ont des dimensions comparables. C'est ce que montre le tableau suivant :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	8	8
Du tissu palissadique	31	32
Du tissu lacuneux	41	42
De l'épiderme de la face inférieure	6	6
Épaisseur totale des feuilles	86	88

Disons quelques mots du pétiole des deux feuilles au point de vue de la « caractéristique ». Dans la coupe du pétiole de la grande feuille, on note un seul faisceau libéro-ligneux. Les files de vaisseaux du bois sont au nombre de 29 et séparés par 28 rayons médullaires ; peut être peut-on dire que l'on a affaire à 29 fascicules libéro-ligneux. Le bois et le liber dans le pétiole de la petite feuille ne forment également qu'une seule masse. Mais si l'on compte les rayons médullaires qui séparent les îles de bois, on en trouve 12 au lieu de 29. Il est évident que si l'on considère comme *un* faisceau libéro-ligneux la masse du bois et du bois et du liber dans la grande feuille on ne peut pas avoir moins d'*un* faisceau dans la petite. Mais si on compte les rayons médullaires on retrouve ce que nous avons vu pour le *Castanea* : le nombre des faisceaux libéro-ligneux est en rapport avec la surface desservie.

3. — **Ulmus campestris.**

1. *Morphologie externe.* — Cette espèce présente de très grandes variations dans la surface de ses feuilles. Au Jardin du Laboratoire de Biologie Végétale de Fontainebleau il y a un Orme pleureur qui porte d'énormes feuilles et tout à côté du jardin un Orme qui a des feuilles très petites. Les schémas de la fig. 3 montrent les surfaces relatives des deux genres de feuilles. Les premières observations que j'ai faites ont porté sur ces deux échantillons. La grande feuille a une surface de 167 cm² 17 et l'autre de 0 cm² 88. Donc la petite feuille est contenue 189 fois dans la grande. Au point de vue de la morphologie externe, une petite feuille ne ressemble pas à une grande feuille. La grande feuille est asymétrique par rapport à un plan, par suite d'un lobe basillaire plus développé d'un côté que de l'autre. Il arrive même que ce lobe est indépendant. La petite feuille est sensiblement symétrique. Les deux feuilles sont loin d'avoir le même nombre de nervures secondaires. La petite feuille est plus ronde que la grande ; donc, comme dans les exemples précédents, elle a une surface relative plus grande.

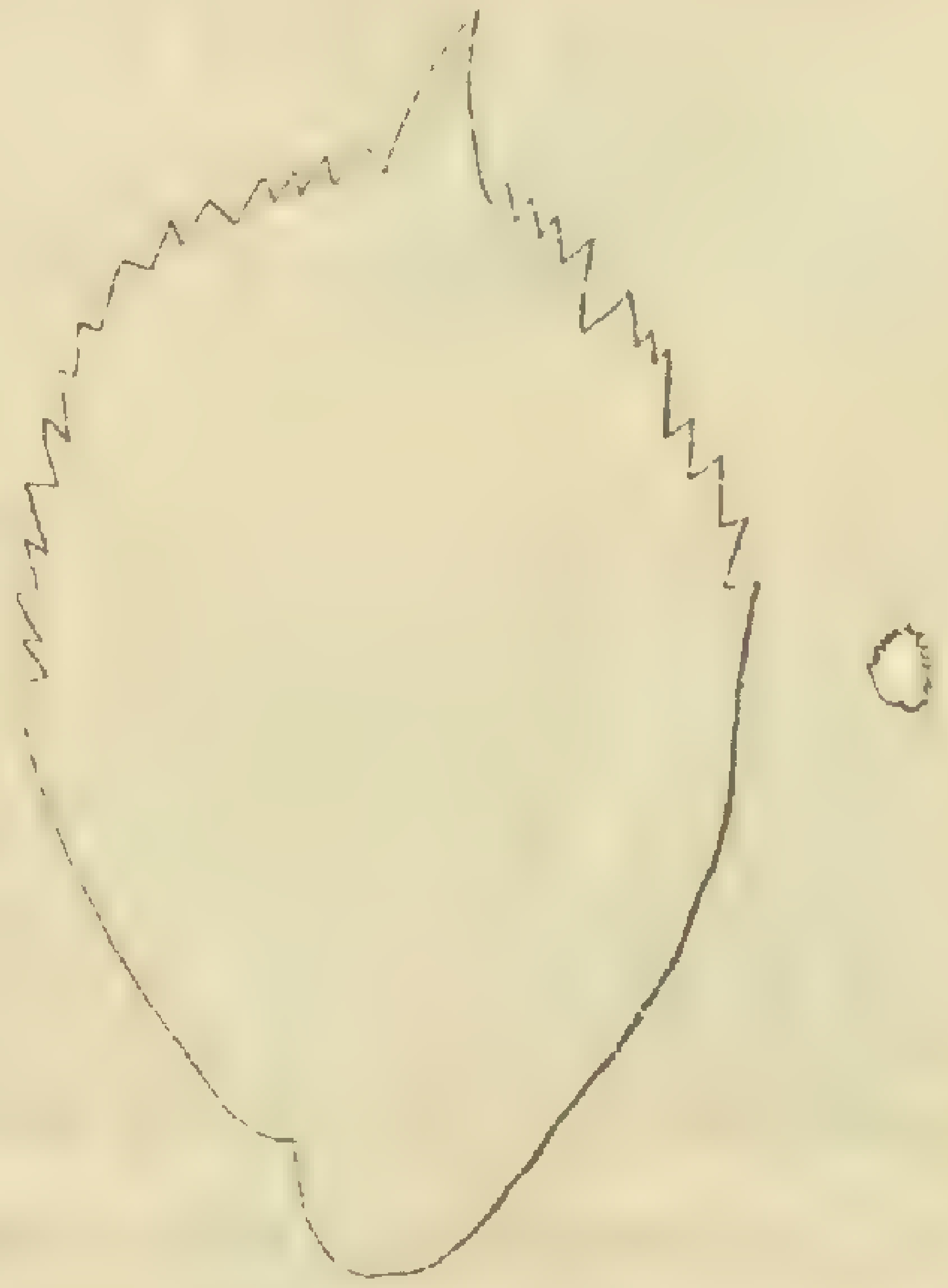


Fig. 3. — Contours schématiques de deux feuilles d'Orme. Réduit de 3,5 fois.

2. *Morphologie interne.* — Les deux limbes ont même épaisseur, mêmes tissus et éléments en même nombre sur une coupe transversale. Le tableau ci-dessous donne quelques nombres :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	9	9
Du tissu palissadique	16	14
Du tissu lacuneux	19	16
De l'épiderme de la face inférieure	5	6
Épaisseur totale des feuilles	49	45

Cet exemple est intéressant parce que la comparaison des coupes des deux limbes aussi dissemblables permet d'affirmer qu'ils appartiennent à la même espèce. Ils proviennent tous deux de l'*Ulmus campestris* et le fait de greffer l'arbre qui a eu pour résultat la production d'un Orme pleureur à très grandes feuilles n'a pas changé la nutrition de cet Orme au point d'altérer sa constitution anatomique. La forme extérieure peut changer mais les éléments cellulaires restent invariables.

4. — Tilia.

J'ai pris comme grande feuille un échantillon provenant du parc du Château de Fontainebleau et j'ai choisi pour la comparer une petite feuille de Tilleul dans le jardin du Laboratoire. La forme des deux limbes n'est pas sensiblement différente. Les surfaces respectives sont 201 cm² 78 et 2 cm² 35, rapport 85.

Les coupes révélèrent une différence d'épaisseur de la partie parenchymateuse *et de tous les éléments*. Le tableau ci-dessous précise cette notion :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	8	3
Du tissu palissadique	14	5
Du tissu lacuneux	13	6
De l'épiderme de la face inférieure	5	3
Épaisseur totale des feuilles	40	17

Les dessins de la fig. 4 exécutés à la même échelle permettent de se rendre compte plus exactement des différences de taille des éléments. Contrairement à toutes les constatations précédentes, il semblerait qu'il se présente ici une exception importante car au lieu d'être presque identiques, les éléments de la grande feuille ont des dimensions deux à trois fois plus grandes. Mais il faut remarquer que ce ne sont pas deux feuilles de la même espèce. La grande feuille provenait d'un *Tilia platyphylla* et la petite d'un *Tilia silvestris*. Or, si on prend deux feuilles de *Tilia silvestris* et qu'on les compare entre elles on trouve que les limbes ont la même épaisseur. Une feuille de *Tilia platyphylla* beaucoup plus petite qu'une feuille de *Tilia silvestris* a cependant des éléments deux fois plus grands. Ainsi deux feuilles qui, par leurs contours extérieurs, sont plus semblables entre elles qu'une petite et une grande feuille d'*Ulmus* ou de *Ligustrum*, appartiennent à deux espèces différentes parce que la coupe du limbe révèle des éléments qui ont des dimensions dissemblables. C'est ainsi que l'on peut proposer comme une sorte de caractéristique d'une espèce donnée, d'abord l'épaisseur totale de la partie parenchymateuse et d'une façon plus précise, la taille de chaque élément anatomique.

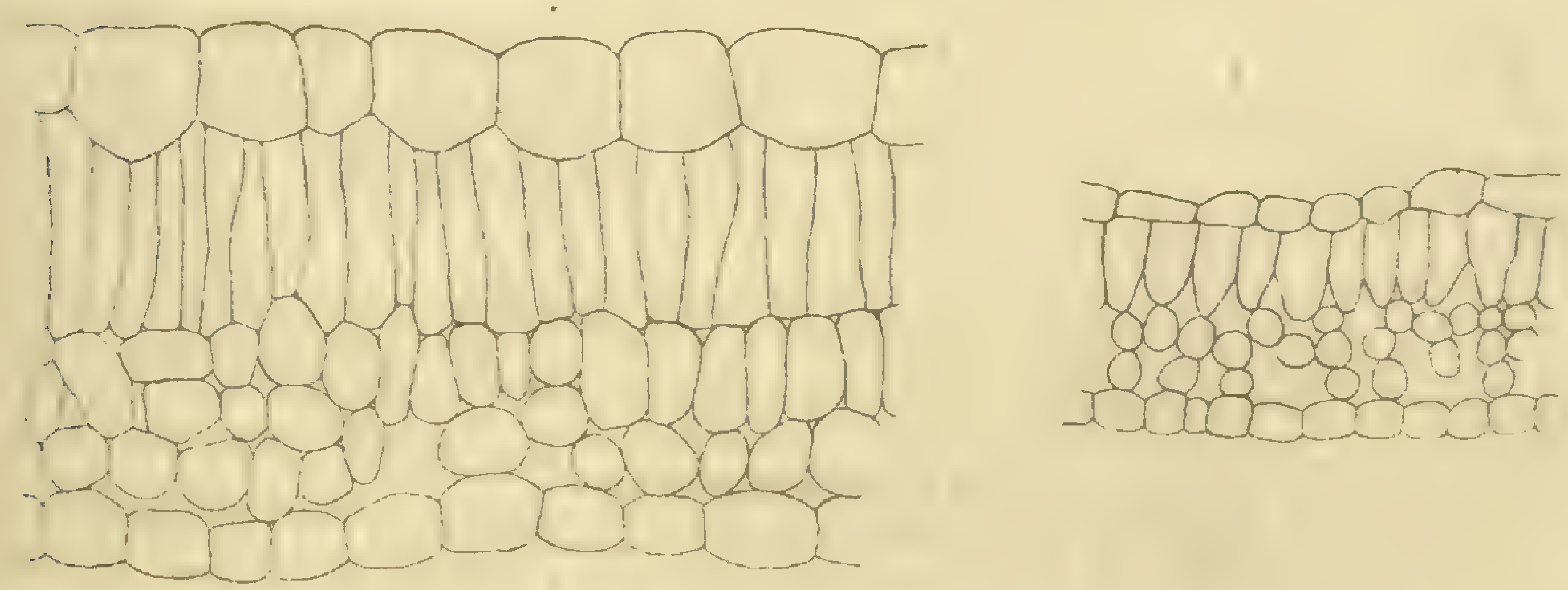


Fig. 4. — Coupes transversales de deux limbes de Tilleuls. La coupe de gauche provient d'un limbe de *Tilia platyphylla* et la coupe de droite de *Tilia silvestris*. L'agrandissement est le même pour les 2 dessins.

5. — Fagus silvatica.

Dans cette espèce, les petites feuilles sont très répandues. Les deux feuilles qui sont représentées sur la figure 5, ont des formes différentes. La petite feuille a une longueur de 15 mm. et une largeur de 13, la grande est longue de 112 mm. et large de 81. Les rapports de la longueur à la largeur sont respectivement 1,15 et 1,38. La petite feuille est plus arrondie que la grande. Il y a 6 nervures secondaires pour une longueur de 15 mm. tandis que la grande feuille a 12 nervures pour 112 mm. Il n'y a donc pas de rapport entre le nombre des nervures et la longueur, non plus qu'avec la surface.

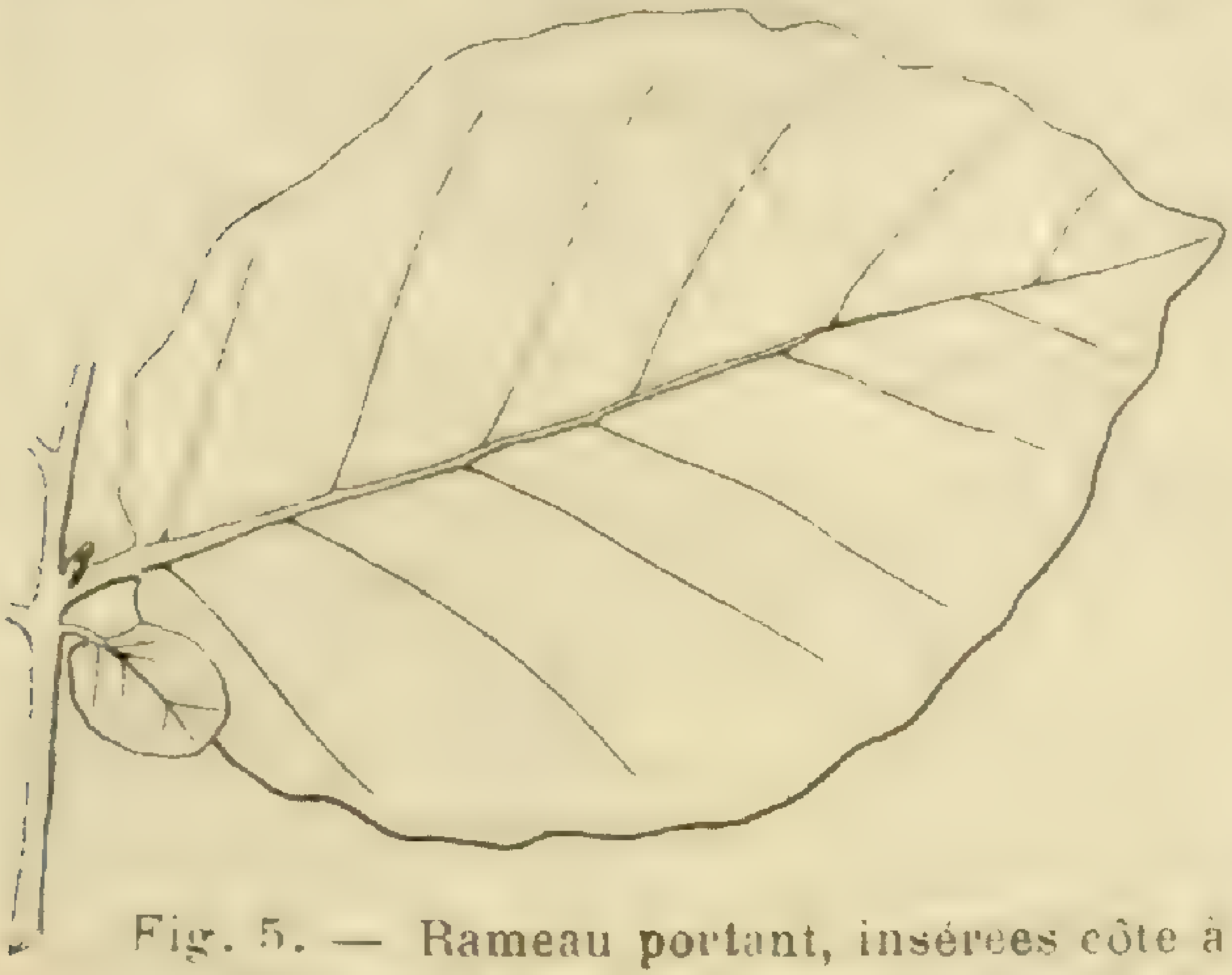


Fig. 5. — Rameau portant, insérées côte à côte, une grande et une petite feuille de Hêtre. Réduit de moitié environ.

Ces faits concordent avec ceux que nous avons observés chez les autres espèces.

La coupe transversale du limbe montre que les parties parenchymateuses des deux feuilles ont la même épaisseur. Le tableau suivant donne quelques nombres :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	3	3
Du tissu palissadique	13	11
Du tissu lacuneux	18	14
De l'épiderme de la face inférieure	3	4
Épaisseur totale des feuilles	37	32

Les coupes transversales des deux pétioles comparés présentent deux aspects absolument différents comme on peut le voir sur la figure 6. Le cylindre central du pétiole de la grande feuille, dans la région de la caractéristique est constitué par une couronne de faisceaux libéro-ligneux et par un faisceau situé à la partie supérieure de la coupe, en dehors du groupe principal de faisceaux. Dans le pétiole de la petite feuille, on retrouve la couronne de faisceaux libéro-ligneux mais le faisceau supplémentaire n'existe pas. En somme, par l'arrangement et par le nombre de ses faisceaux libéro-ligneux, on peut dire qu'une petite feuille de Châtaignier ressemble plus à une petite feuille de Hêtre que deux feuilles de Hêtre entre elles, l'une petite et l'autre grande.

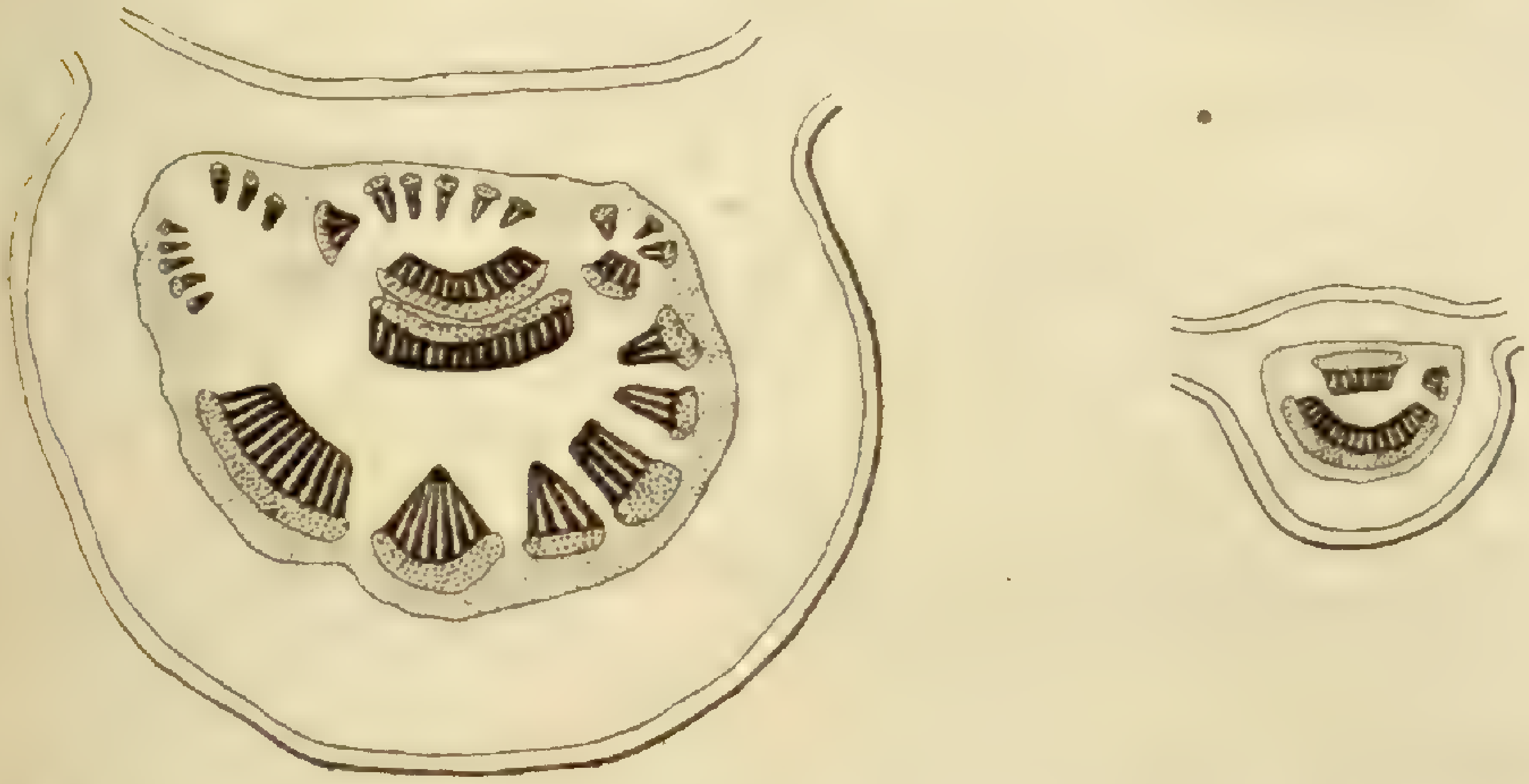


Fig. 6. — Coupes transversales de deux pétioles de Hêtre dans la région de la caractéristique. L'un provient d'une grande feuille et l'autre d'une petite.

6. — Carpinus Betulus.

Les deux feuilles étudiées présentent les dimensions suivantes :

Grande feuille : longueur 65, largeur 46, rapport $\frac{65}{46} = 1{,}41$.

Petite feuille : longueur 16,5, largeur 15, rapport $\frac{16{,}5}{15} = 1{,}1$.

Le Charme présente donc, comme les cinq autres espèces étudiées précédemment, des petites feuilles dont la surface relative est supérieure à celle des grandes. La petite feuille est plus élargie que la grande, elle tend donc à s'arrondir comme la petite feuille de Troène et de Hêtre.

Sur les coupes transversales des deux limbes, on note les épaisseurs suivantes :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	4	5
Du tissu palissadique	13	11
Du tissu lacuneux	15	15
De l'épiderme de la face inférieure	5	5
Epaisseur totale des feuilles	37	36

Les 2 dessins de la fig. 7, exécutés avec le même grossissement, montrent une coupe de limbe de grande feuille et une de petite feuille.

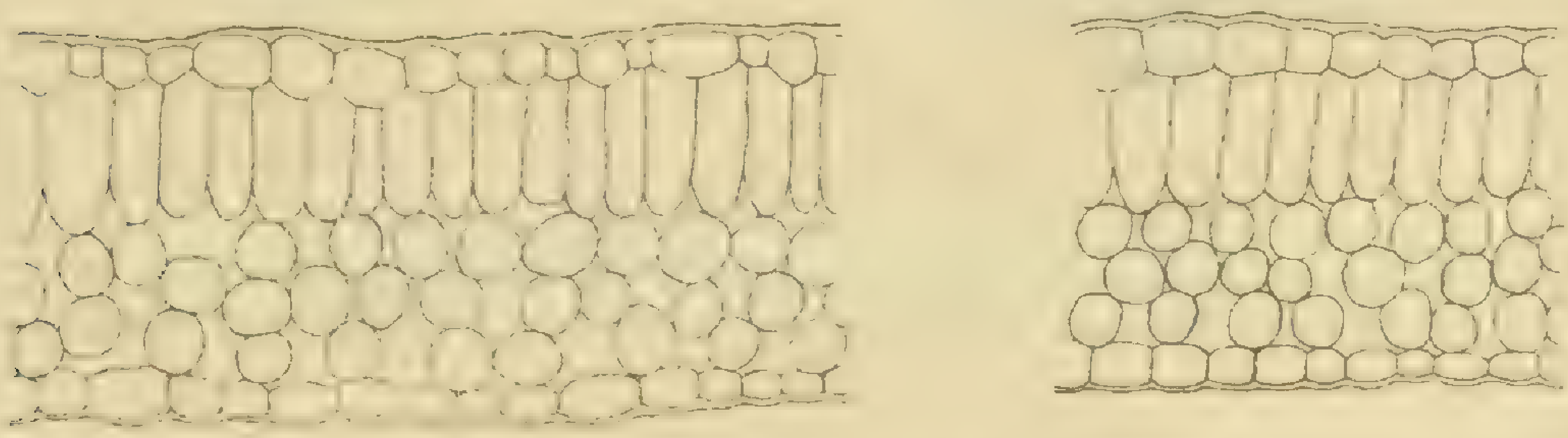


Fig. 7. — Coupes transversales de deux limbes de Charme. La coupe de gauche se rapporte à un limbe de grande feuille et la coupe de droite à un limbe de petite feuille.

Les coupes des pétioles des deux feuilles font voir dans la disposition des faisceaux libéro-ligneux des différences comparables à celles que nous avons observées chez le Hêtre.

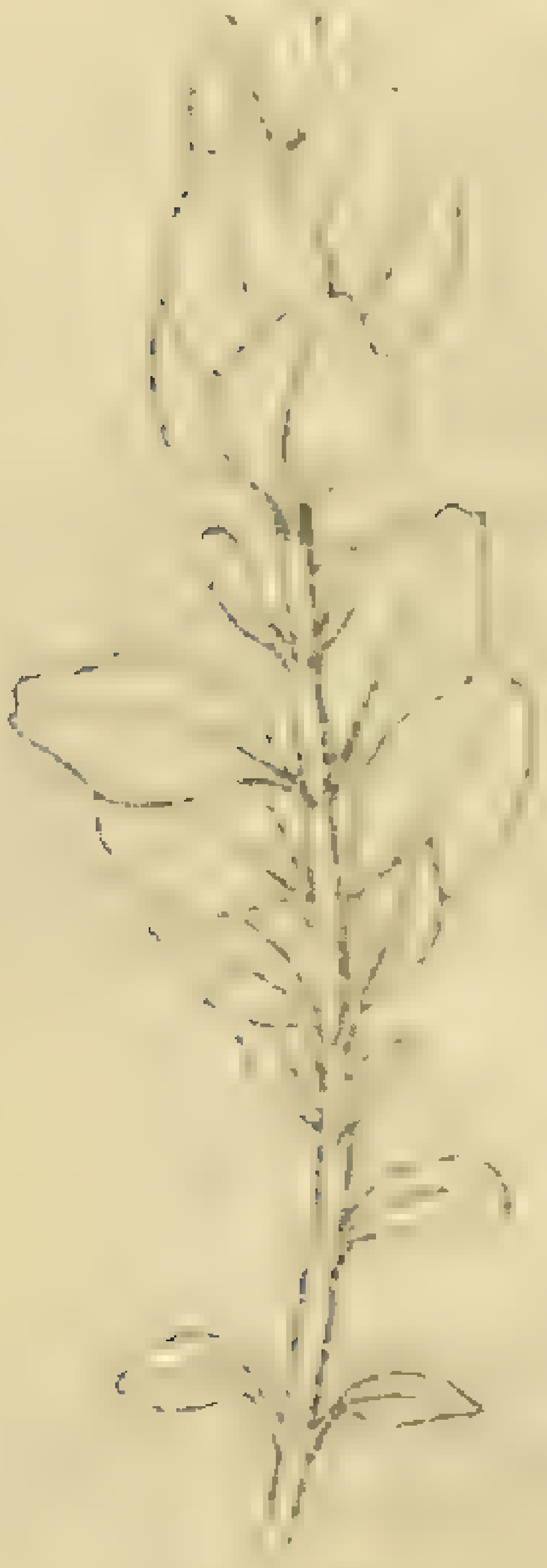


Fig. 8. — Rameau de Buis. Les petites feuilles étudiées sont celles qui sont insérées à peu près au milieu du rameau. (Réduit de moitié).

7. — Buxus sempervirens.

Chez le Buis on trouve sur un même rameau des feuilles de tailles différentes. Par exemple, sur le rameau représenté figure 8, j'ai choisi pour les étudier deux feuilles, l'une avait 6^{mm}.5 de longueur et 5^{mm}.5 de largeur, l'autre 19 et 13^{mm}. Quoique la longueur de la petite feuille ne soit que le 1/3 de celle de la grande, on peut quand même noter que les rapports $\frac{\text{longueur}}{\text{largeur}}$ sont différents : 1,18 pour la petite feuille et 1,46 pour la grande.

Les coupes transversales des deux feuilles traitées par les mêmes réactifs sont presque semblables si l'on considère la partie du limbe dépourvue de nervure.

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	4	3
Du tissu palissadique	25	20
Du tissu lacuneux	50	50
De l'épiderme de la face inférieure	3	4
Épaisseur totale des feuilles	82	77

8. — **Prunus avium.**

Chez le Merisier, on peut noter entre les petites et les grandes feuilles des différences analogues à celles que nous avons observées dans toutes les espèces précédentes.

Le tableau ci-dessous montre que la taille des éléments est identique dans les deux échantillons.

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	6	7
Du tissu palissadique	21	20
Du tissu lacuneux	47	51
De l'épiderme de la face inférieure	5	4
Épaisseur totale des deux feuilles	79	82

Dans le Buis, la petite feuille avait une épaisseur inférieure à celle de la grande, dans l'échantillon de Merisier que nous avons pris c'est la petite feuille qui est la plus épaisse. Les variations de cet ordre sont donc négligeables.

Dans la coupe du pétiole de la grande feuille, passant par la région de la caractéristique, on note que les faisceaux libéro-ligneux sont disposés en une seule couronne. 36 rayons médullaires divisent ce faisceau en 37 files de bois et de liber. Dans le pétiole de la petite feuille, 22 rayons médullaires seulement fragmentent le faisceau en 23 faisceaux secondaires ou fascicules, si on peut appeler ainsi les files de bois et de liber.

9. — Acer platanoides.

On observe chez l'Érable des phénomènes comparables à ceux que nous venons de décrire chez toutes les autres espèces.

Quelques nombres préciseront le point le plus important qui est la dimension des éléments anatomiques :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	6	6
Du tissu palissadique	10	10
Du tissu lacuneux	10	11
De l'épiderme de la face inférieure	4	5
Épaisseur totale des feuilles	30	32

10. — Celtis australis.

Le Micocoulier présente très fréquemment des petites et des grandes feuilles sur le même rameau. La petite feuille est plus arrondie que la grande et nous pourrions répéter pour cette espèce tout ce que nous avons dit pour le Hêtre par exemple.

Sur les coupes des deux feuilles on peut relever les nombres suivants :

ÉPAISSEURS	GRANDE FEUILLE	PETITE FEUILLE
De l'épiderme de la face supérieure	5	4
Du tissu palissadique	9	10
Du tissu lacuneux	10	10
De l'épiderme de la face inférieure	4	4
Épaisseur totale des feuilles	28	28

J'ai étudié d'autres espèces, le Lilas, le Lierre, le Robinier faux-Acacia par exemple, et chez toutes j'ai constaté des faits analogues à ceux que je viens de décrire.

En résumé, pour les arbres de nos pays, nous pouvons dire que toutes les feuilles adultes d'une même espèce ont la même épaisseur. Les éléments anatomiques ont des dimensions analogues et sont en nombre égal sur une coupe transversale. Les vaisseaux qui irriguent le même nombre de cellules ont le même calibre. Le groupement de ces vaisseaux en faisceaux se fait de la même manière tant que les nervures comparées desservent une surface foliaire identique. Mais dès que le nombre d'éléments à vasculariser devient plus considérable, le nombre des vaisseaux augmente et la quantité de faisceaux libéro-ligneux s'accroît. C'est ainsi que nous avons montré, par exemple, que le pétiole de la petite feuille de Hêtre présente un seul groupe de faisceaux libéro-ligneux tandis que dans une région comparable du pétiole de la grande feuille on trouve deux ou plusieurs groupes de faisceaux. La notion de « caractéristique » ne peut donc avoir de valeur que si l'on compare des feuilles de même taille. Nous avons montré à propos du Châtaignier qu'il est nécessaire de choisir des feuilles ayant très exactement la même surface pour pouvoir retrouver dans leurs pétioles des structures comparables.

Toutes les modifications de forme que nous avons notées font voir que la petite feuille n'est pas la réduction d'une grande.

Par l'anatomie, nous avons pu constater que les dimensions des éléments ne sont pas en rapport avec celles du limbe. Tous ces faits nous prouvent que le nanisme des feuilles consiste presque uniquement dans la réduction du nombre des éléments et non dans la diminution de leur grandeur.

LES LICHENS VITRICOLES
ET LA
DÉTÉRIORATION DES VITRAUX D'ÉGLISE

par Miss Ethel MELLOR (1)

Les vitraux d'église sont fréquemment attaqués et détériorés par des végétations de lichens à leur surface. Le regretté professeur Matruchot m'a indiqué ce sujet de recherches que j'ai entrepris avec des matériaux que M. Félix Gaudin, artiste verrier, a bien voulu me fournir. Ces échantillons, au nombre de 77, sont des pièces et des fragments de vitraux recueillis principalement en Bretagne et en Normandie ; une pièce provient de la cathédrale de Chartres.

M. Louis Mangin, Directeur du Muséum d'Histoire Naturelle, a bien voulu mettre à ma disposition les herbiers de lichens qui sont dans son service, et l'aide de M. le docteur Camus m'a été très précieuse pour les consulter avec fruit.

I. — LA FLORE DES VITRAUX.

Les lichens vitricoles existant sur ces échantillons sont au nombre de 22, dont une nouvelle espèce et sa variété (2) :

Ramalina polymorpha Ach. var. *ligulata* Ach.

Cette espèce ne se trouve que sur un des fragments de verre que j'ai examinés, c'est-à-dire . . . . (sur 1 échantillon)

Xanthoria parietina Ach. . . . . (sur 3 échantillons)

Xanthoria parietina Ach. var. *tumida* Wedd. . . (sur 1 échantillon)

---

(1) Le mémoire complet est en vente à la Librairie générale de l'Enseignement, 4, rue Dante, Paris V^e.

(2) La classification suivie est celle de *La Nouvelle Flore des Lichens*, 2^e partie, par A. Boistel.

Placodium murorum DC.	sur 6 échantillons
Placodium murorum DC. var. *subcitrinum* Nyl.	sur 1 échantillon
Placodium murorum DC. var. *tegulare* Ehrh.	sur 8 échantillons
Placodium murorum DC var. *pulvinatum* Malb.	sur 1 échantillon
Placodium murorum DC. var. *cinnabarinum* Oliv.	sur 1 échantillon
Diploicia canescens Ach.	sur 32 échantillons
Caloplaca vitricola Mellor	sur 3 échantillons
Caloplaca vitricola Mellor var. *violacea* Mellor	sur 2 échantillons
Lecania erysibe Ach. var. *olivacella* Nyl.	sur 3 échantillons
Lecanora albella Pers. s-espèce *galactina* Ach.	sur 1 échantillon
Rinodina exigua Ach. var *pyrina* Ach.	sur 5 échantillons
Pertusaria leucosora Nyl.	sur 25 échantillons
Pertusaria Wulfenii DC. var. *flavicans* Lamy	sur 1 échantillon
Biatorina erysiboides Nyl.	sur 14 échantillons
Buellia alboatra Schær. var. *glaucoatra* Nyl.	sur 4 échantillons
Opegrapha rupestris Pers.	sur 1 échantillon
Opegrapha saxatilis DC.	sur 1 échantillon
Arthopyrenia chlorotica Schær. var. *olivacea* Borr.	sur 2 échantillons
Lepraria flava Ach.	sur 17 échantillons

Cette *Flore des vitraux* est assez importante pour permettre d'en tirer quelques conclusions sur les agents qui influent sur sa sélection chez les lichens.

Selon mes observations, les lichens qui se fixent sur la surface lisse et glissante du verre sont le *Placodium mororum*, le *Buellia alboatra* var. *glaucoatra*, le *Pertusaria leucosora*, le *Lepraria flava* et le *Diploicia canescens*. Ce dernier est très intéressant : il est le plus abondant des lichens vitricoles, et de ses nombreux thalles, il n'y en a que trois fixés sur la surface corrodée du verre. Il existe autant de ses thalles en débris, qu'en bon état de conservation : parmi ces débris, et également sur les points de support où il en reste de menues traces, on remarque de nombreuses particules de verre. Alors il semble que ce *Diploicia canescens* croît facilement sur la surface lisse du verre, mais qu'il est difficile pour lui d'y subsister une fois que cette surface est corrodée, même très légèrement. On dirait qu'il prépare la surface glissante du verre pour les thalles d'autres lichens et, en outre, que la surface corrodée, ainsi que la surface lisse du verre, influent sur la sélection des lichens vitricoles.

La prédominance des lichens à thalle crustacé est en rapport avec leur plus grande résistance au vent et à la pluie. Il est plus difficile de comprendre pourquoi le *Lepraria flava* est assez abondant sur ces plaques de verre. Mais sa partie supérieure est facilement enlevée, par simple contact, sans qu'aucune trace de détérioration puisse se distinguer : il est donc vraisemblable que ce thalle pulvérulent soit aminci par suite du vent et de la pluie, mais que sa croissance l'emportant sur cette diminution, le *Lepraria flava* puisse résister à ces agents de la nature.

Je tiens de M. Félix Gaudin que le grand soleil empêche la croissance des lichens vitricoles : il est donc probable que cette condition influe sur la sélection même de ces lichens.

Le nombre d'espèces existant sur un vitrail est probablement en rapport avec les conditions favorables pour la croissance générale des lichens, et avec le nombre d'espèces se trouvant dans le voisinage : une plaque de verre n'offrant qu'une surface de 5 $cm.^2$ porte quatre espèces tandis que sur d'autres plaques, d'une surface plusieurs fois plus grande, on ne constate qu'une de ces mêmes quatre espèces.

Entre la flore de l'extérieur et de l'intérieur des vitraux existe une démarcation assez tranchée. Celle de la surface extérieure comprend 21 lichens sur les 22 déterminés, tandis que celle de la surface intérieure n'en comprend que quatre : le *Biatorina erysiboides*, le *Diploicia canescens*, le *Pertusaria leucosora* et le *Lepraria flava*, qui sont également les lichens les plus abondants sur mes plaques de verre. Les thalles de ces trois derniers lichens sont assez rares sur cette surface intérieure et, sauf pour ceux du *Diploicia canescens*, ne sont jamais aussi bien développés que les thalles de ces mêmes lichens sur la surface extérieure. Mais le *Biatorina erysiboides*, qui n'est fixé que sur la surface intérieure, n'est pas rare car il s'y trouve sur 14 de mes plaques et il est, le plus souvent, bien développé et bien conservé. La presque totalité des plaques sont recouvertes à leur surface intérieure par des thalles mal développés dans lesquels la connexion entre les deux éléments de lichen est rarement étroite. Il semble donc que la lumière diffuse et l'air vicié empêchent en général le développement des lichens.

La couleur du verre me paraît ne pas influer sur la croissance des lichens vitricoles.

En résumé, la flore des vitraux est presque entièrement constituée par des lichens crustacés qui existent en majeure partie sur la surface extérieure des vitraux ; une exception notable est celle du *Biatorina erysiboides* qui n'existe que sur la surface intérieure. Les agents qui influent sur la sélection des lichens vitricoles sont :

1° La surface lisse et glissante du verre, et parfois sa surface corrodée ;

2° Les agents de la nature : le vent, la pluie, le grand soleil ;

3° Le nombre d'espèces qui croissent dans le voisinage ;

4° La lumière diffuse et l'air vicié.

Je note, en passant, quelques observations particulières, anatomiques, dont je n'ai pu trouver des citations dans les travaux courants sur les lichens

Le *Xantoria parietina* renferme des spermogonies enfoncées dans l'épaisseur des lobes aussi bien que dans les protubérances du thalle.

Les verrues du *Xanthoria parietina* var. tumida (phot. 1, 2, pl. 5) renferment des spermogonies s'ouvrant sur leurs parties latérales aussi bien qu'au sommet.

Les apothécies du *Biatorina erysiboides* sont tantôt simples, tantôt complexes, comprenant jusqu'à 30 disques environ (phot. 10, pl. 6). L'hypothécium paraît être recrudescent ; d'où résultent, dans la même apothécie, des disques d'une teinte variant du jaunâtre au testacé roux.

Dans l'*Arthopyrenia chlorotica* var. *olivacea* (phot. 14, pl. 6), je n'ai pu constater aucune différence entre les verrues qui constituent chacune l'enveloppe soit d'une apothécie, soit d'une spermogonie. Les deux parties de cette dite enveloppe « dimidiée » se séparent l'une de l'autre très facilement ; c'est la partie intérieure et plus pâle qui entoure complètement ou l'apothécie, ou la spermogonie ; la partie extérieure et noire de l'enveloppe n'existe qu'en forme d'anneau latéral.

Le thalle du *Lepraria flava* renferme de nombreux corpuscules jaunes tandis que celui du *Lepraria chlorina* en renferme d'une teinte verte.

Caloplaca vitricola Mellor (phot. 5, pl. 5), et sa variété *violacea* Mellor (phot. 6, pl. 5). — Description générale : thalle mince, crustacé, aréolé, uni et fauve pâle, ou granuleux et blanc ; spores polocœlées, à loges rapprochées, 10 — 11 μ × 4 — 5 μ ; thalle et apothécies ne se colorent ni par la potasse, ni par le chlorure de chaux.

Apothécies de l'espèce : rebord thallin, épais, pruineux, persistant ; disque convexe, fauve ; diamètre $0^{mm},51$; saillantes à la fin de leur développement.

Apothécies de la variété : rebord thallin, proéminent, nu et jaune, ou pruineux et blanc, persistant ; disque très peu convexe, brun violacé ; diamètre $0^{mm},6$; urcéolées au début et saillantes de bonne heure. Quelques apothécies, tantôt par leur forme, tantôt par leur couleur, relient ces deux lichens l'un à l'autre.

II. — LA DÉTÉRIORATION DES VITRAUX.

Description générale. — L'une et l'autre surface des vitraux sont détériorées, offrant du verre opaque sous forme de disques, du verre squameux et irisé, ainsi que des creux recouverts de paillettes de verre et bordés de verre opaque.

Les disques de verre opaque se réunissent souvent par suite de leur agrandissement. La partie centrale du disque disparait, et on y distingue un petit trou de contour circulaire qui s'élargit à mesure que le verre opaque y diminue. Ces trous primitifs et circulaires se soudent entre eux : de là, des trous plus grands et de contour irrégulier, toujours bordés plus ou moins étroitement de verre opaque (phot. 19, 20, pl. 7 ; phot. 21, pl. 8). Cette corrosion atteint, dans mes échantillons, une profondeur maximum de 1mm, 6 et une largeur maximum de 5 mm. (phot. 18, pl. 7.).

Nota : M. Félix Gaudin m'a même dit avoir vu des pièces de vitrail perforées par suite de la réunion des trous sur l'une et l'autre surface du verre.

(A suivre)

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 5.

Photographie 1. — Echantillon n° 2 : *a*, trou de contour circulaire et *b*, trou de contour irrégulier, l'un et l'autre bordés de verre opaque ; *c*, verre corrodé et antérieurement serti dans le cadre de plomb ; *d*, surface transparente du verre ; *e*, débris de lichen ; *f*, *Xanthoria parietina* var. *tumida* ; *g*, *Placodium murorum* Gross. 1,7 diam.

Photographie 2. — *Xanthoria parietina* var. *tumida* montrant des verrues du thalle sur toute son étendue (échantillon 2) : *a*, apothécie. Gross. 6 diam.

Photographie 3. — *Placodium murorum* var. *cinnabarinum* (échantillon 1) : *a*, thalle en forme de rosette et correspondant à un petit trou ; *b*, trou de contour irrégulier et bordé de verre opaque. Gross. 6 diam.

Photographie 4. — Partie périphérique du *Diploicia canescens* (échantillon 17) : *a*, sorédie. Gross. 6 diam.

Photographie 5. — *Caloplaca vitricola* (échantillon 42) : *a*. groupement d'apothécies. Gross. 6 diam.

Photographie 6. — *Caloplaca vitricola* var. *violacea* (échantillon 42) : *a*, groupement d'apothécies. Gross. 6 diam.

Planche 6.

Photographie 7. — *Lecania erysibe* var. *olivacea* (échantillon 14) : *a*, thalle portant trois apothécies et occupant un petit trou. Gross. 6 diam.

Photographie 8. — *Rinodina exigua* var. *pyrina* portant des apothécies sur toute son étendue (échantillon 43). Gross. 6 diam.

Photographie 9. — *Pertusaria leucosora* (échantillon 5) : *a*, partie périphérique du thalle ; *b*, sa partie centrale ; *c*, réceptacle conidien d'un champignon parasite. Gross. 6 diam.

Photographie 10. — *Biatorina erysiboides* (échantillon 31) : *a*, thalle ; *b*, apothécie complexe, composée de plusieurs disques à peu près séparés en deux parties *c*, fond brun de l'apothécie et provenant de l'hyménium. Gross. 6 diam.

Photographie 11. — *Buellia alboatra* var. *glaucoatra* (échantillon 42) : *a*, aréoles du thalle; *b*, apothécie; *c*, surface extérieure du verre. Gross. 6 diam.

Photographie 12. — *Opegrapha rupestris* (échantillon 8) : *a*, apothécies Gross. 6 diam.

Photographie 13. — *Opegrapha saxatilis* (échantillon 14) : *a*, apothécie ; *b*, trou de contour irrégulier et *c*, trou de contour circulaire, l'un et l'autre bordés de verre opaque. Gross. 6 diam.

Photographie 14. — *Arthopyrenia chlorotica* var. *olivacea* (échantillon 12) : *a*, groupement de verrues renfermant chacune une apothécie ou une spermogonie. Gross. 6 diam.

Planche 7.

Photographie 15. — *Lepraria flava* (échantillon 20) : *a*, *a'*, taches du thalle pulvérulent ; *b*, surface extérieure du verre. Gross. 6 diam. (Cette photographie a été prise en lumière transmise ; toutes les autres ont été prises comme d'ordinaire en lumière réfléchie).

Photographie 16. — Verre détérioré (échantillon 3) : *a*, verre opaque indiquant la place d'un lobe du *Xanthoria parietina* ; *b*, verre opaque sous forme de disque et *c*, petit trou, indiquant l'un et l'autre la place d'une rhizine. Gross. 6 diam.

Photographie 17. — Verre détérioré (échantillon 43) : *a*, surface squameuse. Gross. 6 diam.

Photographie 18. — Débris d'un panneau de vitrail (échantillon 72) : *a*, surface squameuse ; *b*, trous de contour circulaire ; *c*, trou de contour irrégulier ; *d*, partie corrodée et limitrophe de la gaine de plomb. Réd. 5/7 diam.

Photographie 19. — Verre détérioré (échantillon 73) : *a*, verre opaque sous forme de disques ou isolés ou réunis ; *b*, trou bordé de verre opaque. Gross. 6 diam.

Photographie 20. — Verre détérioré (échantillon 74) : *a*, verre opaque sous forme de disque ; *b*, *id.* un peu soulevé et creusé au centre ; *c*, trou bordé de verre opaque. Gross. 6 diam.

Planche 8.

Photographie 21. — Verre détérioré (échantillon 75) : *a*, verre opaque sous forme de disques creusés dans leur partie centrale ; *b*, trous bordés de verre opaque. Gross. 6 diam.

Photographie 22. — Echantillon n° 76 : A, Partie colorée de jaune d'argent ; *a*, verre squameux ; *b*, verre opaque. B, Partie incolore ou grise ; *c*, surface altérée ; *d*, trou. Grandeur naturelle.

Photographie 23. Echantillon n° 77 : A, Partie colorée de jaune d'argent ; *a*, verre opaque ; *b*, trou. — B, Partie incolore ou grise : *c*, surface altérée ; *d*, trou. Grandeur naturelle. *o*, ombre de l'échantillon.

Photographie 24. — Inclusions de verre dans le thalle du *Pertusaria leucosora* (échantillon 8) : *a*, plaques de verre ; *b*, couche gonidiale ; *c*, médulle à hyphes. Gross. 80 diam.

Photographie 25. — Inclusions de verre dans le thalle du *Biatorina erysiboides* (échantillon 22) : *a*, plaques de verre. Gross. 80 diam.

Photographie 26. — Inclusions de verre dans le thalle du *Placodium murorum* var. *cinnabarinum* (échantillon 1) : *a*, plaques de verre. Gross. 80 diam.

LES EUPHORBIÉES
DES
ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

par M. Marcel **DENIS**

(suite)

CLÉ DE DÉTERMINATION DES *TITHYMALUS* DES ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

● Plante très grêle, vivace par son rhizome, à feuilles aiguës de 0,5-5 × 0,05-02. Panicule rameuse très lâche et grêle.
56. *E. ensifolia Bkr.*

● Plante non grêle, annuelle, à feuilles aiguës ou non plus larges. Cyathiums jamais disposés en panicule très lâche et grêle, le plus souvent en ombelles de cymes.

✤ Capsule à coques présentant sur le dos 2 carènes ailées. Feuilles obovales obtuses brusquement atténuées en un pétiole court. Graine fovéolée.
61. *E. Peplus L.*

✤ Capsule à coques lisses. Feuilles sessiles ou subsessiles, non obovales obtuses.

A. Graines lisses.

a) Feuilles largement arrondies au sommet qui est quelquefois mucroné. Feuilles longuement obovales non révolutées.
58. *E. emirnensis Bkr.*

b) Feuilles plus ou moins atténuées au sommet. Feuilles lancéolées révolutées sur les bords.
60. *E. borbonica Boiss.*

B. Graines rugueuses.
Feuilles sous le cyathium lancéolées de 0,2-0,3 de large.
63. *E. dracunculoides Lk.*

C. Graines fovéolées.
Feuilles sous le cyathium réniformes-triangulaires de $0^{c}8$-1^{c} de large.
62. *E. segetalis L.*

III. GENRE EXCLU *PEDILANTHUS* Neck.

1790, J. de Necker (100). — 1859, F. Klotzsch et Garcke (85). — 1852, E. Boissier (26). — 1880, G. Bentham et J. D. Hooker (22). — 1896, F. Pax (108). — 1919, F. Pax et K. Rosenthal (111). = *Tithymaloides* 1719, P. de Tournefort (139). = *Crepidaria* 1819, A. H. Haworth (73).

J. G. Baker (12) avait annoncé la présence à Madagascar du genre *Pedilanthus* connu uniquement en Amérique. Sur des plantes recueillies par Baron (n° 4772, 4792) il avait cru apercevoir la caractéristique morphologique du genre *Pedilanthus* : involucre zygomorphe profondément bilabié. De là création du *Pedilanthus ? lycioides* de Bkr. et plus tard du *P. pectinatus* (Baron 5461) (12 bis).

Personne jusqu'ici n'avait controlé la diagnose de Baker. Grâce aux renseignements de M. Humbert et de l'administration de l'herbier de Kew j'ai pu constater que le *Pedilanthus ? lycioides* était une véritable Euphorbe que j'ai appelée *E. pedilanthoides* (voir page 76). Le *Pedilanthus pectinatus* Bkr, est connu par une diagnose incomplète et l'échantillon type paraît avoir disparu. J'exclus le genre *Pedilanthus* de la flore malgache.

Le *Synadenium carinatum* Boiss. (27) = *Euphorbia pereskiaefolia* Houllet a été introduit à La Réunion.

DEUXIÈME PARTIE

RÉPARTITION

Sol

La physionomie géologique de Madagascar semble connue dans ses grands traits : le service des mines a pu en 1918 publier une carte d'ensemble qui synthétise les efforts de tous les géologues jusqu'à Perrier de la Bathie.

La majeure partie de l'île est occupée par des terrains anciens gneissiques et c'est seulement dans l'Ouest, le Nord-Ouest et le Sud-Ouest que la série des formations permo-triasiques, crétacées, jurassiques, tertiaires et quaternaires s'étend sur une largeur de terrain qui ne dépasse jamais 250 km.

Climat

R. Baron 15 divisait Madagascar en trois régions climatiques (centrale, orientale et occidentale) auxquelles correspondaient trois régions botaniques. Des observations plus précises ont permis à Perrier de la Bathie [113] de reconnaître 5 régions climatiques dont je vais, d'après les renseignements aimablement fournis par M. Perrier de la Bathie, tracer les grands traits constitutifs.

Les régions de l'Est, du Sambirano et du Centre (« *flore du Vent* » de Perrier de la Bathie) sont caractérisées par un climat tropical humide. Les régions de l'Ouest et du Sud-Ouest (« *flore sous le Vent* » de Perrier de la Bathie) sont plus chaudes et plus sèches. La combinaison des facteurs climatique et édaphique donne avec les facteurs historiques une composante qui gouverne la répartition des espèces végétales. Les régions de l'Est et du Centre se partagent l'étendue du plateau gneissique alors que les terrains sédimentaires occupent à peu près les régions du climat de l'Ouest, du Sud-Ouest et du Sambirano. A ces régions correspondent des formations végétales dont l'écologie est révélée par les types biologiques des plantes qui les constituent et parmi lesquels les Euphorbes jouent quelquefois un rôle de premier ordre.

	SAISON CHAUDE					SAISON FRAICHE				
	Temp. moy.	Degré hygrom.	Mm. de pluie	Nomb. de jours pluie	Mm. de pluie p. j de pluie	Temp. moy.	Degré hygrom.	Mm. de pluie	Nomb. de jours pluie	Mm. de pluie p. j de pluie
Région de l'Est	25.8	82	1700	84	20.2	22	82	1500	90	16.6
Région du Sambirano	26.7	81	2589.4	88	29.4	25.3	80	421.8	28	15.06
Région du Centre	20	76	1200	80	15	15	75	78	10	7.8
Région de l'Ouest	27	74	950	50	19	25	60	41	4	10.2
Région du Sud-Ouest	27	67	302	19	15	22	64	73	8	9.1

Régions botaniques

Les Euphorbes prennent dans certaines parties de l'île une part importante dans le paysage végétal. Notamment les formations xérophytiques du Centre Ouest, de l'Ouest et du Sud-Ouest comprennent beaucoup d'Euphorbes. On trouvera dans le travail de H. Poisson des photos de Geay qui montrent l'aspect de la brousse des Euphorbes du Sud-Ouest et particulièrement de la brousse à Intisy. Ces formations ont leur analogue dans l'Est africain allemand (der Euphorbien Dorbusch (63)) et dans le « *Karoo* » de l'Afrique Australe (24). Mais si les Euphorbes n'ont pas partout la même importance physionomique, elles présentent selon les régions une fréquence et un aspect particuliers sur lesquels il importe tout de même d'insister un peu.

I. Région de l'Est. — Les Euphorbes sont rares, à feuilles persistantes ou à végétation continue. Les *E. Thuarsiana, E. Commersonii, E. lophogona, E. Boissieri* sont des plantes arborescentes localisées dans les forêts ; sur les dunes on trouve *E. glaucophylla.*

II. Région du Sambirano. — Là encore les Euphorbes sont rares et à feuilles persistantes : *E. Boivini* ou à feuilles caduques *E. Boivini, E. aprica.*

Aucune espèce ne semble limitée à cette région.

III. Région du Centre. — Dans les forêts on trouve des Euphorbes à feuilles persistantes : *E. Boivini, E. erythroxyloides, E tetraptera, E. Bakeriana* et sur les sables de petites espèces rhizomateuses *E. trichophylla, E. ensifolia.* Dans la partie ouest ou sud-ouest du plateau central et habitant les rocailles, on commence à rencontrer des plantes xérophytiques épineuses : *E. brachyphylla, E. splendens, E. Perrieri* ou charnues *E. Laro, E. enterophora.*

Dans les montagnes du centre les E. *tetraptera, E. Bakeriana, E. emirnensis, E. trichophylla, E. orthoclada, E. ensifolia* ont leur localisation exclusive et ce n'est qu'accidentellement qu'on les trouve descendues dans des régions plus basses : *E. tetraptera* à Fort-Dauphin, *E. ermirnensis* dans la haute Sahadranamby. Cette localisation de types remarquables dans la Région Centrale se reproduit aussi pour beaucoup d'autres familles.

IV. Région de l'Ouest. — Il n'y a plus d'Euphorbes à feuilles persistantes. Les Euphorbes arborescentes ont des feuilles caduques *E. physoclada, E. obcordata, E. Antso, E. Pirahazo.* Sur les sables on rencontre *E. Hildebrantii. E. Humbertii, E. Grandidieri* et l'*E. primulæfolia* qui s'étend de l'Ouest au Centre sous ses diverses formes. Enfin sur les rocailles, des xérophytes : *E. xanthadenia, E. fiherenensis, E. stenoclada* commencent à être abondantes.

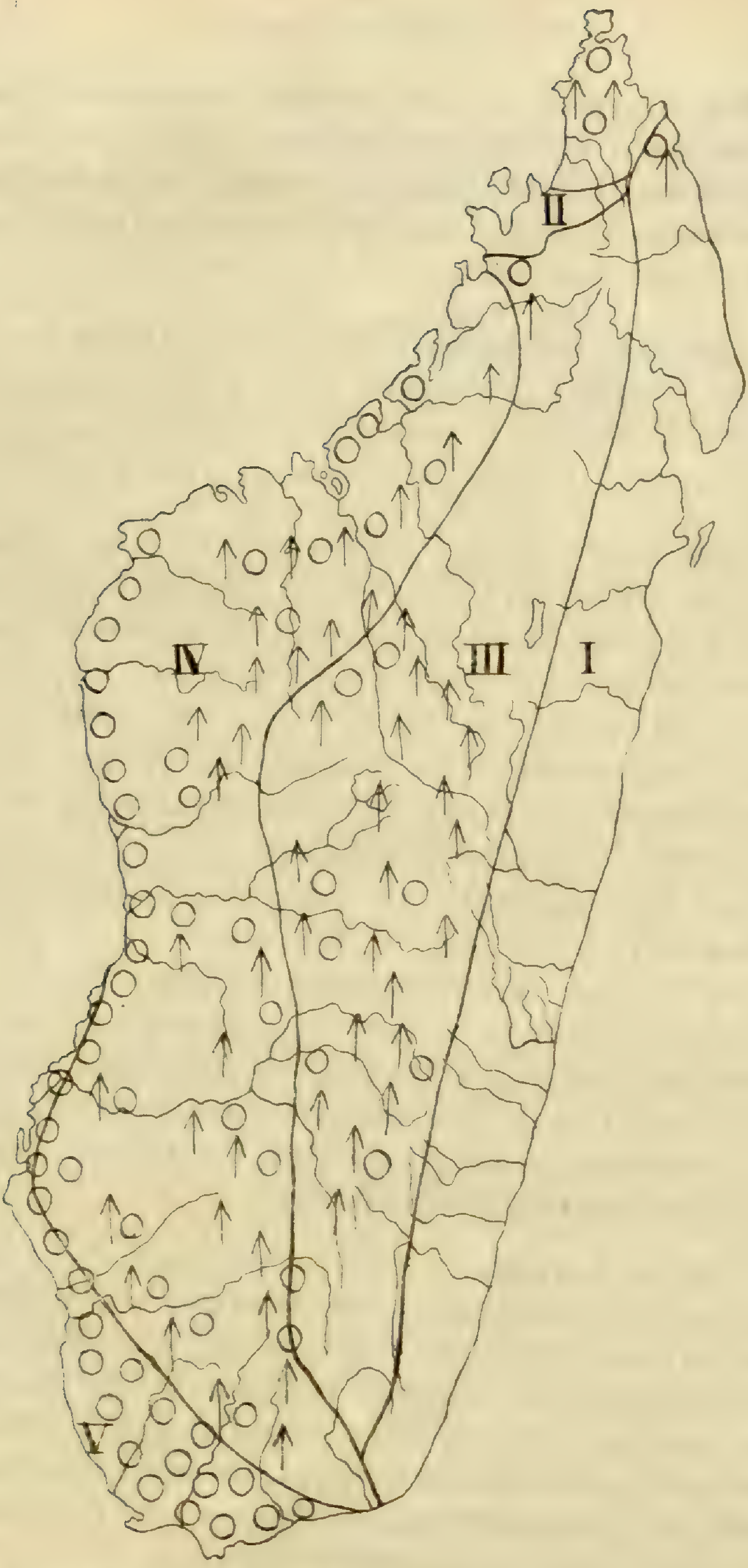


Fig. 32. — Régions botaniques de Madagascar (voir page 123). Répartition des formes xérophytes épineuses ↑ et succulentes O.

V. Région du Sud-Ouest. — Il n'y a pas d'Euphorbes à feuilles persistantes. Les formations de xérophytes qui étaient éparses dans l'Ouest couvrent ici toute la région. On y rencontre : *E. Intisy*, *E. Decorsei*, *E. fiherenensis*, *E. stenoclada*, *E. enterophora*, *E. biaculeata*, *E. mahafalensis*, etc. Il y a peu d'espèces de plantes arborescentes à feuilles caduques : *E. Antso* etc.

En résumé, on voit que dans les 3 régions de la « *flore du vent* » les Euphorbes arborescentes sont à feuilles persistantes alors que les Euphorbes à feuilles caduques sont limitées à la « *flore sous le vent* ». Les Euphorbes xérophytiques à faciès charnu ou épineux apparaissent sporadiquement dans le centre-sud, puis sont plus fréquentes dans l'Ouest-Sud et atteignent leur maximum dans le Sud-Ouest (fig. 32). Les psammophiles sont répandues un peu partout mais chaque espèce dans un territoire défini. Les espèces introduites sont le plus souvent rudérales *E. hirta*, *E. thymifolia*, *E. prostrata*, *E. segetalis*, *E. Peplus*.

Influence physique et chimique du Sol

Pour compléter ce chapitre général de la répartition des Euphorbes à Madagascar, insistons sur le peu que nous savons de l'influence chimique et physique du sol sur leur distribution.

Dans l'ensemble, les Euphorbes de Madagascar sont beaucoup plus sensibles à l'influence physique qu'à l'influence chimique.

C'est ainsi que l'*E. aprica* pousse aussi bien sur les rocailles syénitiques que sur les rocailles calcaires. Un substratum sec lui est nécessaire et il le trouve aussi bien dans les dunes que dans les bois sablonneux ou sur les rocailles. L'*E. primulæfolia* se développe sur les gneiss, sur les quartzites, les latérites basaltiques ou les rochers calcaires : c'est indiquer suffisamment ses faibles exigences chimiques.

J'en dirai autant des *E. Viguieri E. Perrieri, E. Pirahazo, E. stenoclada, E. enterophora*, etc. qui sont aussi indifférents à la nature chimique du sol. Dans le Centre on pourrait être frappé de la plus grande densité des Euphorbes succulentes sur les rocailles calcaires mais dans un pays plus sec les mêmes espèces se retrouvent sur les granites. C'est un fait depuis longtemps mis en évidence par Thurmann que des calcicoles peuvent s'accomoder de stations plus *eugéogènes* et devenir silicicoles lorsque le climat devient plus sec.

Adaptations

Nous ne sommes plus à croire avec C. Lemaire (89) que la similitude de formes que présentent un *Cereus*, un *Opuntia* et une Euphorbe épineuse soit un simple « *lusus naturæ !* » La convergence morphologique que présentent des éléments systématiques hétérogènes ne peut être qu'écogénique. Sinon on continuerait de placer, comme au temps de Bauhin, toutes les plantes grasses dans la section « *de succis seu humoribus plantarum* » en dépit de leurs différences systématiques.

Parmi les adaptations les plus remarquables que présentent les Euphorbes en général et celles de Madagascar en particulier il convient de s'arrêter plus longuement aux adaptations xérophytiques. Je sais bien que d'après Marion Delf (49) ni l'habitat ni les caractères anatomiques ne pourraient être employés pour distinguer la xérophilie dans une plante, cependant nul ne contestera que dans leur habitat et dans leurs réactions écologiques les Euphorbes charnues et épineuses de Madagascar ne soient pas des xérophytes et ne présentent pas beaucoup de coïncidences entre la structure et le milieu. Nous avons vu comment les premiers voyageurs avaient distingué dans l'Ouest de Madagascar des Euphorbes épineuses et des Euphorbes charnues. Ecologistes sans le savoir, ils avaient observé là les 2 types de xérophytes fondamentaux entre lesquels se répartissent les plantes désertiques : les sclérophytes et les succulents. La distinction scientifique récente de ces deux séries de plantes désertiques est due à Mac Dougal [53] [54] [55]. J'emprunterai à ses beaux travaux ce qui peut servir à éclaircir la biologie de nos xérophytes.

Réserves d'eau. — Sous l'influence de la vie désertique (arid condition) c'est-à-dire d'une diminution de la nutrition en eau des cellules, les polysaccharides issus de l'assimilation chlorophyllienne peuvent, ou bien se transformer en hydrocarbones à molécule élevée et augmenter le matériel cellulosique et lignifié (sclérophytes) ou bien se transformer en pentosanes et en mucilages (succulents) [53, etc.]. Cette dernière transformation convertit des hydrocarbones à faible capacité d'hydratation en d'autres qui ont un grand coefficient d'imbibition. On conçoit aisément que ce puisse être là une adaptation permettant à la plante de mettre de l'eau en réserve. Une autre disposition anatomique en corrélation avec les mêmes résultats physiologiques se trouve dans les espèces épineuses à tubercule aquifère (*E. mangokyensis* fig. 50) etc. ou chez l'*E. Intisy* plante non charnue et très lignifiée qui se place dans les sclérophytes (voir page 98). Les réserves d'eau sont telles dans cette dernière espèce que les indigènes, pour se désaltérer, déterrent les tubercules de l'Herokazo et les *boivent*. Les tissus aquifères, généralement médullaires, se retrouvent dans toute la tige des Euphorbes succulentes *(E. Laro, E. Tirucalli)*. C'est une disposition que j'ai déjà observée chez les psammophiles littorales de Madagascar [50] telles que *Sævola Kœnigii Vahl, Microrhynchus bellidifolius* DC., *Cassytha filiformis* L., *Tribulus cistoides* L.

La pression osmotique relativement basse des succulents (beaucoup moindre que pour les sclérophytes [53, etc.]) est bien en corrélation avec leur faible lignification.

Protections extérieures. — La réduction de la surface de transpiration est un mode de protection bien connu chez les xérophytes. Soit qu'il s'accomplisse d'une façon temporaire ou permanente il est toujours présent dans les Euphorbes désertiques malgaches. Les *Diacanthium* épineux perdent leurs feuilles au moment de la saison sèche. Les *Tirucalli* sont constamment aphylles ou tout au moins les feuilles rudimentaires qu'ils poussent pendant la saison favorable n'ont rien de comparable aux organes fonctionnels des *Diacanthium*. Lorsqu'elles persistent dans certains *Goniostema*, les feuilles présentent un caractère qui se retrouve chez d'autres xérophytes non malgaches *E. Peplis*, *E. Preslii*, *E. ægyptiaca* [134] c'est la présence d'un hypoderme (*E. Commersonii*).

La tige même s'entoure d'une protection chez les succulents. La membrane externe des cellules secrète une épaisse cuticule qui forme un manchon cireux disposé en couche continue, sauf au niveau des stomates, et qui entrave la transpiration [cf. de Bary 17]. Choux a déjà insisté sur le revêtement cireux de quelques plantes aphylles du Sud-Ouest de Madagascar : *E. xylophylloides*, *E. stenoclada*, *E. leucodendron*, *E. oncoclada* et *Cynanchum Messeri* [38]. Les stomates sont souvent enfoncés et abrités dans des dépressions de la tige : *E. Tirucalli* voir J. Costantin et J. Gallaud pl. 8 [42].

Le tissu palissadique qui est à la disposition histologique la mieux adaptée à empêcher une trop forte transpiration comme l'a montré Montemartini [98] se retrouve, très développé, dans tous les *Euphorbia* succulents.

TROISIÈME PARTIE

AFFINITÉS ET ÉVOLUTION

Les Iles australes d'Afrique forment au point de vue floristique un ensemble homogène qu'il y aurait inconvénient de fragmenter. On ne peut traiter séparément la flore de chaque île sans s'occuper de ses relations avec les terres voisines (1). C'est la seule façon d'établir leur affinité systématique et son origine. Il y a un lien génétique entre la classification naturelle des formes — expression de leur affinité et leur évolution. L'idée d'affinité est inséparable de l'idée d'évolution mais on dépasse beaucoup la valeur intrinsèque des faits lorsque l'on conclut à évolution là où l'on constate une affinité actuelle. Car, en effet, les espèces vivantes ne sont pas forcément dérivées l'une de l'autre et la mise en évidence de leurs relations actuelles ne fait que pressentir ce que furent leurs relations passées. Ainsi donc, de la classification naturelle des Euphorbes de Madagascar telle que nous la concevons nous ne pouvons tirer que les probabilités générales de leur évolution. L'absence de renseignements relatifs aux germinations nous prive du secours de la loi de patrogonie dont l'appui est si grand en phylogénie générale.

Affinités.

ANTHOSTEMA. — *L'A. madagascariense* est très étroitement affine aux deux autres espèces d'Afrique australe. Il est de toute évidence que ces 3 espèces sont parentes.

EUPHORBIA. — Les 3 séries : *Anisophyllum*, *Euphorbium et Tithymalus* sont distinctes les unes des autres à

---

(1) Baker (9) puis Baron (15) reconnaissaient déjà l'étroite affinité de la flore tropicale de Madagascar avec celles des îles Mascareignes.

Madagascar. Les espèces malgaches qui constituent une section donnée sont plus voisines des espèces étrangères de la même section que des espèces malgaches des autres sections. Il est donc nécessaire de traiter ces 3 sections à part.

ANISOPHYLLUM. — A l'exclusion de l'*E. Hildebrandtii* les 4 endémiques *E. Humbertii*, *E. Grandidieri*, *E. trichophylla*, *E. Goliana* sont certainement issues de la même souche. L'*E. glaucophylla* est africain et malgache. Les espèces peu connues *E. Heyneana* et *E. oxycoccoides* sont affines à certaines espèces de l'Inde : *E. Clarkeana*, *E. microphylla*, quant aux autres *Anisophyllum* leur origine est inconnue, ce sont des espèces introduites et largement répandues dans les pays tropicaux

GONIOSTEMA. — Il y a 3 centres d'affinités dans cette soussection.

a) Autour des *E. Commersonii*, *E. Thuarsiana*, *E. hexadenia* à cyathiums hermaphrodites pourvus de cyathophylles pétaloïdes, se placent, l'*E. obcordata* à cyme et cyathophylles réduites et les *E. aprica* et *E. betacea*. Ces deux espèces différenciées l'une à Madagascar, l'autre aux Comores et à l'île Aldabra deviennent unisexuées mais la cyme reste très développée.

b) Le groupe d'espèces *E. Boivini*, *E. erythroxyloides*, *E. pyrifolia*, *E. physoclada* est homogène et de même souche.

c) La série des plantes à fruit orné et à feuilles éparses *E. tetraptera*, *E. Bakeriana*, *E. adenopoda*, *E. Perrilleana*, constitue un groupe bien distinct et certainement très évolué. Il est à remarquer que les types arborescents endémiques sont le plus souvent très anciens (132).

Un certain nombre de Goniostema ne paraissent pas avoir vis à vis des espèces précédentes, le même degré de relations que ces dernières entre elles présentent. Les *E. Antso*, *E. pachysantha*, *E. Pirahazo*, *E. orthoclada* sont des formes ou très modifiées ou très anciennes.

RHIZANTHIUM. — L'*E. primulæfolia* est très affine aux autres *Rhizanthium* qui sont uniquement localisés au Cap et dans l'Inde.

DIACANTHIUM. — Dans leur appareil végétatif et leur composition florale, les *Diacanthium* de Madagascar sont affines aux *Diacanthium* africains ou indiens. Qu'il s'agisse des espèces à cyme condensée (*E. mahafalensis*, *E. xanthadenia*, *E. Caput aureum*), ou paucicyathiée (*E. mangokyensis*, *E. biaculeata*) on retrouve des espèces correspondantes en Afrique et dans l'Inde tropicales : involucres denses (*E. mbaluensis* Pax, *E. intercedens* Pax, *E. Kamerunica* Pax, *E. Kibwezensis* N. E. Br., *E. Winkleri* Pax, *E. Murieli* N. E. Br. etc.), cymes peu rameuses (la plupart des *Diacanthium* africains). L'*E. leuconeura* avec ses cyathiums groupés par 3 rappelle tout à fait les nombreuses espèces africaines tricyathiées (*E. Schinzii* Pax, *E. cærulans* Pax, *E. Johnsonii* N. E. Br., *E. nigrispina* N. E. Br. etc. Le groupe *E. splendens*, *E. lophogona*, *E. Perrieri* est bien particulier par ses cymes ayant une tendance à se ramifier et par ses cyathophylles pétaloïdes. Quelques espèces à épines réduites présentent des formes convergentes vers les *Goniostema* qui apparaissent d'emblée inermes.

(à suivre)

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
1re Partie* : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

En 1910 M. Zalessky avait annoncé la découverte du *Lepidodendron Hickii* Watson dans les coal-balls du ravin d'Obétotchnaia du bassin du Donetz (1). Après un examen approfondi de plusieurs spécimens, ce savant a conclu qu'il s'agit en réalité du *Lepidodendron obovatum* Sternberg. Un jeune rameau lui a montré une moelle prosenchymateuse et un anneau de bois primaire, à métaxylème constitué de trachéides scalariformes. L'écorce externe est formée de cellules courtes, subarrondies dans sa zone profonde et de cellules de prosenchyme dans sa région périphérique où il y a passage aux couches du périderme ; les éléments prosenchymateux de ce tissu offrent sur leurs membranes des stries spiralées. Les cicatrices foliaires ont été étudiées sur l'écorce d'un jeune rameau et d'un tronc âgé. La partie ligneuse de la trace foliaire tire origine du protoxylème de l'anneau vasculaire ; les faisceaux ligneux ont alors l'aspect d'une ovale à grand axe dirigé tangentiellement et les éléments les plus fins ont tendance à se placer au milieu de l'ovale qui s'étire dans le sens tangentiel en passant dans l'écorce externe et a l'aspect d'un arc dans la région du coussinet foliaire ; la trace foliaire est surmontée de courts éléments rayés, qui doivent correspondre au tissu de transfusion qui entoure le faisceau de la feuille de *Lepidodendron* (1). Les faces inférieures du coussinet foliaire sont déprimées, concaves dans leur ensemble, mais sur chacune de ces faces M. Zalessky fait observer une « dépression ovale » particulière, immédiatement sous la cicatrice foliaire ; le fond de ces dépressions se montre revêtu d'un épiderme, sous lequel on observe deux ou trois couches de cellules à parois épaisses remplies d'un contenu noir, qu'on ne doit pas confondre avec « l'aérenchyme ». M. Zalessky est d'avis que le *Lepidodendron Hickii* Watson est identique au *Lep. obovatum* Stemb. ; il est pour lui hors de doute que le *Lepidodendron* décrit par M. Scott (2) sous le nom de *L. obovatum* Sternberg, appartient à une autre espèce, peut-être le *L. dichotomum* St. Zeiller.

---

(1) D. Zalessky : On the discovery of the calcareous concretions known as coal balls in one of the coal seams of the carboniferous strata of the Donetz basin (*Bull. Acad. Imp. des Sc., Saint-Petersbourg*, p. 477, 17 Febr. 1910). — Id. Structure du rameau du *Lepidodendron obovatum* Sternberg (*Etudes paleobotaniques*, 1re partie, pp. 1-12 ; pl. I-II. 1911. Saint-Pétersbourg, imp. C. Birkenfeld). — Id. Sur le coussinet foliaire du *Lepidodendron obovatum* Sternberg. *Ibid.*, 1re partie, Supplément, 1912.

Mrs. Agnès Arber (3) a rédigé un travail d'ensemble sur des *Lepidostrobus* conservés dans diverses collections (Collection Biney ; Sedgwick Museum, Cambridge ; collection Williamson du British Museum etc...). Outre deux formes nouvelles du *Lepidostrobus Oldhamius* Will., elle crée deux nouvelles espèces pour deux cônes étroits des *Lower Coal Measures* d'Angleterre : le *Lepidostrobus gracilis* et le *L. Binneyanus* ; les sporophylles de ce dernier possèdent sous l'épiderme inférieur de grandes cellules hypodermiques et le plancher des sporanges contient du tissu de transfusion. Quelques détails inédits complètent les connaissances acquises sur les *Lepidostrobus Oldhamius* et *L. foliaceus*, dont les sporanges possèdent une lame ou bande stérile de tissu délicat, s'élevant de leur plancher et pouvant se ramifier ; ces bandes stériles qui pénètrent dans la cavité du sporange, sont surtout bien développées dans les jeunes sporanges où elles assurent l'arrivée de l'eau et des substances nutritives.

---

(1) D. Zalessky. On the internal structure of stem of the type of *Lepidodendron aculeatum* Sternb. and *Sigillaria Boblayi* Brongt. (*Mém. Imp. Russ. Miner. Soc.*, XLVI, pt. 2, p. 302, 1909).

(2) D. Scott. The structure of *Lepidodendron obovatum* Sternb. (*Annals of Botany*, XX, n° 79, p. 417, 1906).

(3) Agnes Arber : An anatomical study of the palaeozoïc cone-genus *Lepidostrobus* (*The Transactions of the Linnean Society of London*. 2ᵉ sér., Botany ; VIII, pt 6, pp. 205-238 ; pl. XXI-XXVII, 1914).

Le *Lepidostrobus Browni* Brongt. sp., dont R. Zeiller (1) a étudié dans le dernier détail le strobile, provient des gîtes de phosphates du Dinantien inférieur de Cabrières (Hérault). C'est sans doute des mêmes gisements, ou du moins du même niveau géologique et de la région pyrénéenne, que proviennent divers autres strobiles identiques ou très apparentés au *Lepidostrobus Browni*. Le type spécifique, conservé au British Museum de Londres, est originaire du même niveau géologique. Ce cône, comme celui des Selaginelles, est hétérosporangié et les sporophylles sont pourvues d'une ligule fugace. L'axe du cône comprend en son centre une moelle formée de cellules allongées, entourée d'un anneau de bois primaire à trachéides rayées ; l'écorce, sclérifiée dans ses zones externe et interne, est lacuneuse dans sa région moyenne. Les sporophylles sont remarquables par l'absence de limbe foliacé, leur disposition verticillée ; sur sa face ventrale le cordon foliaire est accompagné d'une bande de trachéides courtes, rayées (tissu de transfusion). Dans la région moyenne et terminale de la portion dressée des bractées, la paroi des cellules est munie de prolongements papilliformes ressemblant à de minuscules glandes capitées. R. Zeiller attache une grande importance à ce caractère histologique : le *Lepidostrobus Browni* Schimper sp., par l'absence de ces papilles et surtout de moelle au centre de l'axe, s'écarte du *L. Browni* type et doit être considéré comme une espèce à part, le *Lepidostrobus Schimperi*. Les cônes connus sous les noms de *L. Dabadianus* Schimper, *L. Rouvillei* B. Renault, *L. Laurenti* Zeiller doivent être identifiés avec le *L. Browni*, Brongt. sp. « Il y a lieu de penser que ces cônes ont dû appartenir à des Lepidodendron tels que *Lep. Volkmanni* ou *Lep. Glincanum*, à feuilles rangées en séries verticales comme chez les Sigillaires. » (2)

---

(1) R. Zeiller. Observations sur le *Lepidostrobus Browni* Brongniart sp. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CXLVIII, pp. 893-896, 5 avril 1909). — Id. Étude sur le *Lepidostrobus Browni* (Unger) Schimper. (*Mém. Ac. Sc. Paris* LII. In. 4°. 69 pages, 1 fig., 14 pl., 1911).

(2) R. Zeiller in *Botanisches Centralblatt*. Bd. 119, n° 2, p. 44, 1912.

De son côté M. Chodat (1) a décrit l'axe d'un *Lepidodendron* provenant du *culm* d'East Kilbride (Ecosse) et conservé dans les collections de l'Institut de Botanique de Genève. La moelle est assez large, l'anneau de bois primaire offre de 30 à 35 pointements externes de protoxylème ; il ne se trouve pas de bois secondaire, de même que chez le *L. Harcourtii* Wht., *L. parvulum* Will ; *L. macrophyllum* Will., *K. Hickii* Wats ; *L. aculeatum* Sternb. La zone interne de l'écorce moyenne est très lacuneuse, ces grandes lacunes sont délimitées par des cellules filamenteuses rappelant les trabécules des *Selaginella*. Ce caractère de l'écorce moyenne et l'abondance dans l'écorce externe de cellules à parois hérissées de petites papilles, telles que R. Zeiller en a décrites dans le *Lepidostrobus Browni* Brongt., permettent à M. Chodat l'attribution de cet axe au *Lepidodendron Browni*. L'auteur considère les cellules papilliformes de l'écorce externe comme des sortes de scléréides, « un peu semblables à ceux qui forment la masse dure de certains noyaux », et qu'il désigne sous la dénomination nouvelle d'astréides.

Au groupe du *Lepidostrobus Browni* et *L. Delagei* appartient, d'après MM. H. Scott et E. C. Jeffrey (2), un cône provenant du Carbonifère inférieur du Kentucky et qu'ils ont nommé *Lepidostrobus kentuckiensis*. Ce strobile est de grande taille, ne mesurant pas moins de 4 cm. de diamètre, et compte environ 35 séries verticales de sporophylles. Un anneau étroit de bois primaire à angles proéminents, correspondant aux traces foliaires, entoure une moelle bien développée. Cet anneau de bois est un peu plus large que chez le *L. Browni* Zeiller ; on peut aussi noter que chez une forme voisine, le *L. Schimperi* Zeiller, il n'y a pas de moelle et les trachéïdes s'étendent jusqu'au centre de la tige, ce qui paraît bien plaider en faveur de l'opinion qui voit au centre de l'axe des *L. Browni* Zeiller et *L. Kentuckiensis* non une moelle véritable, mais du bois non différencié. Par l'absence du tissu lacunaire, si caractéristique de la zone corticale moyenne de *L. Browni*, le cône du Kentucky diffère du fossile étudié par R. Zeiller et probablement des autres *Lepidostrobus*.

---

(1) R. Chodat. L'axe du *Lepidodendron Browni* (*Lepidostrobus Browni* Schimper). *Bulletin de la Société Botanique de Genève*, 2e sér., III, pp. 1-6 ; 7 vignettes dans le texte. 1911). — Id. Complément au mémoire sur l'axe du *Lepidodendron Browni* (*Ibid.* III, p. 44).

(2) D. H. Scott and E. C. Jeffrey : On fossil plants, showing structure, from the base of the Waverley shale of Kentucky (*Phil. Trans. Roy. Soc. London* ; Ser. B., CCV, pp. 354-363 ; pl. XXVII, fig. 15-21 ; pl. XXXIX. 1914). — Id. *Lepidostrobus kentuckiensis*, nomen nov., formerly *Lepidostrobus Fischeri*. Scott and Jeffrey : a correction. (*Proceedings of the Royal Society*, B, LXXXVIII, pp. 435-436. Jan. 1915).

Le genre *Lepidocarpon* Scott désigne des strobiles, à caractères généraux de *Lepidostrobus*, mais dont chaque mégasporange comprend une mégaspore (sac embryonnaire) occupant à maturité presque toute la cavité et contenant le prothale (endosperme); chaque mégasporange est entouré d'une sorte de tégument qui naît de la face supérieure du pédicelle du sporophylle. Ce serait une étape marquée de l'évolution du mégasporange des *Lycopodinées* vers la graine. M. Scott a décrit deux espèces de *Lepidocarpon* : *L. Wildianum* de la *série du grès Calcifère* d'Ecosse (*culm* de Pettycur, Fife); *L. Lomaxi* de *Lower Coal Measures* du Lancashire et du Yorkshire. La nouvelle forme découverte par M. Kidston (1) est d'un niveau plus élevé et provient d'un nodule de carbonate de fer de Coseley, près Dudley, où l'a trouvée M. H. W. Hughes (*Westphalian series*). Le strobile n'est que partiellement conservé et le tégument n'est visible que par places autour des sporanges à paroi épaisse, de forme générale plus étroite et de taille plus petite que chez le *L. Lomaxi*.

Il n'est pas rare de trouver dans le *culm* de Pettycur des mégaspores du *Lepidostrobus Veltheimianus* ayant conservé leur prothalle. MM. Gordon et Scott (1908-1909) ont attiré l'attention sur ces organes. L'une de ces mégaspores montre même encore à la surface d'un fragment de prothalle un archégone, de structure similaire à celle du g. *Selaginella*; découverte qui accentue les traits de similitude entre les gamétophytes du *Lepidodendron Veltheimianum* et des sélaginelles (2).

Nous trouvons dans une note de C. E. Bertrand sur la structure de quelques plantes anciennes, un aperçu sur la différenciation des végétaux houillers, en particulier des îlots libériens chez le *Sigillaria*

---

(1) R. Kidston : On the fossil flora of the Staffordshire coal fields. Part III : The fossil flora of the Westphalian series of the South Staffordshire coal field. (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*; L, pt. I, n° 5, pp. 147-148; pl. XIII, fig. 1-6 1914).

(2) W. T. Gordon : Note on the prothallus of *Lepidodendron Veltheimianum* (*Annals of Botany*, XXIV, pp. 821-822 ; fig. 1 a, 1 b. October 1910).

spinulosa (1). Dans le stipes de ce *Sigillaria* les tubes criblés du liber primaire sont groupés en îlots lenticulaires, alternant régulièrement avec les plages libériennes qui correspondent aux rayons médians des masses libéro-ligneuses. Ces différenciations avantageuses pour ces plantes anciennes ne se retrouvent pas dans la nature actuelle. Dans le même *Sigillaria*, C. E. Bertrand constate la disparition du bois secondaire et la condensation des boucles polaires latérales, somme toute une réduction, quand on passe de l'étude du stipe à celle de la structure de la fronde. La trace foliaire des *Isoetes* actuels offre dans la fronde une grande ressemblance avec la trace foliaire de la fronde de *Sigillaria*, mais il y a réduction de plus en plus marquée de toutes les parties et fusion des pôles latéraux en un pôle unique médian.

Dès 1902, Miss Benson avait signalé, sous le nom de *Mazocarpon*, des fructifications de Lycopodinées, lui paraissant indiquer un stade d'évolution de la macrospore vers la graine (2). Les quelques macrospores de grande taille sont comprises dans du tissu de parenchyme et, à l'intérieur des mégaspores, on observe le développement du prothalle, parfois même des traces d'archégones (3).

Miss Benson (4) a repris ce sujet d'études, à l'aide de matériaux nouveaux provenant de « coal-balls » de diverses localités du Yorkshire (Angleterre), en particulier de Shore.

Les cônes de ce genre pouvaient atteindre une longueur de 7 à 10 cm. et un diamètre de 13 mm. ; les tours de spire des bractées sporangifères étaient très rapprochées. La paroi sporangiale se prolongeait en une lamelle, située entre le sporange et le limbe rhomboïdal de la bractée ; la grande caducité des bractées distingue, entre autres caractères, ce genre d'avec les *Lepidostrobus*. Les *Mazocarpon* étaient hétérosporés : la cavité des sporanges était en partie remplie par du tissu stérile, séparant les masses de microspores en tétrades dans l'intérieur des microsporanges ou enveloppan les quelques macrospores (huit au maximum) dans les macrosporanges.

---

(1) C. E. Bertrand : Observations sur quelques particularités de la structure de quelques plantes anciennes. (*Assoc. franç. Avanc. Sc.* 41ᵉ Session. Congrès de Nîmes, 1912. Notes et Mémoires, pp. 367-373, 1913).

(2) Margaret Benson. On a new seed-like Lycopodiaceous fructification. (*The New Phytologist*, 1, 1902).

(3) D. H. Scott. The present position of Palaeozoic botany. (*Progressus rei botanicae*, I, 1907, p. 169). — Lotsy. *Vorträge über Botanische Stammesgeschichte*, II, 1909, p. 471.

(4) M. Benson. Mazocarpon or the structure of *Sigillariostrobus*. (*Annals of Botany*, XXXII, pp. 569-589, 4 text-fig., pl. XVII-XVII, 1918).

Plusieurs espèces de Mazocarpon sont distinguées : le *Mazocarpon Pettycurense* des *Calciferous Sandstone Series* d'Ecosse est le plus ancien ; le tissu stérile est moins différencié que dans des formes plus récentes *M. Shorense*, *M. Cashii* des *Lower Coal Measures* du Yorkshire

Il est très probable que le *Mazocarpon Shorense* est l'épi fructificateur du *Sigillaria mamillaris* Brongt. et d'une façon générale que les *Mazocarpon* sont des fructifications de *Sigillaria*, comme il semble résulter des études comparées que Miss Benson a faites entre ce genre nouveau et les *Sigillariostrobus* antérieurement décrits par M. Kidston et Zeiller. Dans la nature actuelle c'est des sporanges d'*Isoetes* que ceux des *Mazocarpon* se rapprochent davantage.

D'après l'étude critique de Miss Benson (1), le nouveau genre *Cantheliophorus* Bassler a été fondé sur des sporanges de même type que les *Mazocarpon*. M. Bassler (2) a créé ce genre *Cantheliophorus* pour désigner des strobiles de Lépidophytes carbonifères d'Amérique qui ont pour caractère principal de posséder des sporangiophores. Chacun de ces organes prend naissance à la face supérieure du pédicelle d'un sporophylle et se développe en une lame horizontale, portant de part et d'autre un sporange allongé. M. Bassler fait rentrer dans son nouveau genre le *Lepidophyllum waldenburgense* Potonié (qui serait d'après Nathorst un *Lepidocarpon*) et le *L. mirabile* Nathorst du *culm* du Spitzberg. Le savant suédois, tout en faisant observer que le *L. mirabile* était imparfaitement connu, était porté à admettre qu'il s'agissait là d'un type nouveau de *Lepidostrobus* ou de *Lepidocarpon* ; il proposait bien une comparaison avec le g. *Cheirostrobus*, mais jugeait prudent de ne pas insister (3). Si la présence de véritables sporangiophores venait à être démontrée sans conteste, il y aurait là un trait commun d'organisation de certaines Lépidophytes avec les *Sphénophyllées* et *Calamariées* (1).

---

(1) M. Benson : Cantheliophorus, Bassler : new records of sigillariostrobus (Mazocarpon). (*Annals of Botany*, XXXIV, pp. 135-137 ; January 1920).

(2) Bassler : A sporangiophoric lepidophyte from the Carboniferous. *Botanical gazette*. LXVIII, p. 73. 1919.)

(3) A. G. Nathorst : *op. cit. Zur fossilen Flora der Polarländer*, 1914 ; S. 63-65. Taf. 13, Fig. 19-22, 23-30 ; Fig. 16 dans le texte.

d) Filicales

L'effectif des fougères paléozoïques se trouve de beaucoup diminué par suite de la découverte des *Ptéridospermées*. Les graines de ces dernières sont mieux connues que leurs microsporanges. Il est probable que plusieurs genres de sporanges rapportés à des Fougères ou à des Marattiacées paléozoïques seront dans l'avenir considérés comme les microsporanges de certaines Ptéridospermées. Dans l'état actuel de la science, la présence d'un anneau sporangial paraît être un caractère excellent pour distinguer les Fougères d'avec les Ptéridospermées.

Notons à ce sujet que M. Kidston a séparé du genre *Renaultia*, à sporanges exannelés, le nouveau genre *Boweria* dont l'anneau sporangial compte deux rangées proéminentes de cellules (2).

Les sporanges du genre *Oligocarpia* ont-ils un anneau ? La question est discutée (3). Après examen de beaux spécimens provenant du *Westphalien* du Yorkshire, M. Kidston (4) conclut que l'anneau est constitué de deux ou trois rangs de grandes cellules et forme une bande allongée transversalement sous l'apex.

Osmondacées. — M. Kidston et Gwynne Vaughan (5) ont décrit en détail les genres *Zalesskya* K. et G. V., *Thamnopteris* Brongt., *Anomorrhæa* Eichw., *Bathypteris* Eichw., à l'aide de spécimens à structure conservée provenant du *Permien supérieur* de l'Oural. Le lecteur trouvera un résumé des travaux sur les Osmondacées fossiles dans l'article synthétique de M. P. Bertrand sur les Fougères anciennes (1). Les divers problèmes intéressant les Osmondacées (évolution du système libéro-ligneux du stipe, évolution de la trace foliaire et origine de la moelle) se trouvent résolus dans leurs grandes lignes grâce aux travaux de M. Kidston et de Gwynne Vaughan.

---

(1) Cf. Scott : *Studies in fossil botany*, 2d édit., pp. 123-133 ; 1909.

(2) R. Kidston : Les végétaux houillers recueillis dans le Hainaut belge (*Mém. Musée royal Hist. nat. Belgique*, IV, p. 31, fig. 6, 1911).

(3) Cf. G. Depape et A. Carpentier : Sur quelques graines et fructifications... (*Rev. gen. bot.* XXVII, p. 332, 1915). — Sur quelques *Sphenopteris* fertiles... (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XLIII, p. 319, 1914).

(4) R. Kidston *op. cit.*, 1911, pp. 35, 36.

(5) R. Kidston and Gwynne Vaughan : Fossil Osmundaceæ, II, III (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XLVI, pt. II, n° 9, pp. 213-231, 1908 ; *ibid.*, n° 23, pp. 651-665, 1909 ; XLVII, n° 17, pp. 455-474, 1910). — Voir aussi : A. C. Seward : *Fossil plants*, II, pp. 326-332, fig. en tête du volume et fig. 248-250, 1910.

La tige du *Thamnopteris* possède un cylindre ligneux sans moelle et à structure hétérogène, c'est-à-dire constitué de trachéides à ponctuations plurisériées dans sa région externe et de trachéides courtes, reticulées, dans la région centrale. Ce cylindre ligneux plein, hétérogène, sans brèches foliaires, représenterait, d'après MM. Kidston et Vaughan, l'un des stades primitifs de l'évolution de la stèle chez les Osmondacées. C'est avec le temps, durant le Jurassique et le Crétacé que la moelle mixte a fait son apparition et que s'établirent les brèches foliaires. La moelle proviendrait de la modification de certains éléments centraux, son origine serait intrastélaire, suivant l'expression de M. Bower (2), opinion qui paraît bien étayée et qui est diamétralement opposée à celle de MM. Jeffrey, Faull et Sinnot (3); pour ces derniers la moelle des Osmondacées est tout entière d'origine externe et dérive du tissu cortical qui pénètre à l'intérieur de la stèle, pénétration qui a lieu généralement par les brèches foliaires (4).

MM. Kidston et Gwynne Vaughan avaient publié en 1908 (5) une étude sur l'origine de la trace foliaire courbée vers l'axe chez les Filicinées. Ils ont spécialement étudié l'évolution de la trace foliaire chez les Osmondacées (6); dans l'espèce permienne *Thamnopteris Schlechtendahlii* ils ont pu suivre les états successifs de la trace foliaire, à partir du stipe : masse ligneuse ovale à protoxylème central, masse ligneuse annulaire avec parenchyme interne, arc ligneux ouvert en avant et à plusieurs pôles disposés sur son bord interne, arc ligneux à concavité antérieure, trace osmondacéenne. De la trace foliaire simple (masse ligneuse ovale) il est aussi possible de faire dériver toutes les formes variées qu'on observe dans les pétioles des *Zygoptéridées*. Les traces foliaires des Osmondacées permiennes offrent, dans leur région voisine du stipe, des *formes réduites*, états simplifiés et condensés de stades par lesquels a dû passer la trace foliaire chez les ancêtres de ces fougères ; ancêtres, qui d'après cette hypothèse, devraient être cherchés au voisinage des *Zygoptéridées* et des *Botryoptéridées* (1). *Osmondacées* et *Zygoptéridées* dérivent d'une souche commune ; hypothèse généralement admise (2) à la suite des études de M. Kidston et de Gwynne Vaughan.

---

(1) P. Bertrand in *Progressus rei botanicæ*, IV, pp. 189-214, fig. 1-9, 1912.

(2) F. O. Bower : On medullation in the Pteridophyta (*Ann. of. Bot.*, XXV, pp. 555-574, pl. XLVII, july 1911).

(3) E. C. Jeffrey : The Pteropsida (*Botanical gazette*, L, p. 411, Dec. 1910). — Faull : The stele of *Osmunda cinnamomea* (*Trans. Canada Inst.*, VIII, p. 515, 1909). — E. W. Sinnot : Foliar gaps in the Osmundaceæ (*Ann. of Bot.*, XXIV, p. 107, 1910).

(4) Voir la critique de cette opinion dans P. Bertrand, *op. cit.*, pp. 210-213 et dans F. O. Bower, *op. cit.* pp. 563-565.

(5) Gwynne-Vaughan and Kidston : On the origin of the adaxially curved leaf trace in the Filicineæ (*Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, XXVIII, pt. VI, 1908, p. 433).

(6) Gwynne-Vaughan : Observations on the anatomy of the leaf in the Osmundaceæ (*Ann. of. Bot.*, XXX, pp. 487-493, pl. XIII, 1916).

Botryoptéridées et Zygoptéridées (3) (*Cœnoptéridées Seward*).

Leur étude a été très approfondie ces dernières années. « Leur anatomie est bien comprise, écrit M. Bertrand (4), mais elle offre des singularités déconcertantes par rapport à celle des autres Fougères. Nous ne sommes pas encore en état d'expliquer la raison d'être de ces singularités. En particulier, la structure axiale des pétioles primaires des Zygoptéridées, leurs 4 files de pétioles secondaires, la réduction ou l'absence de limbe foliaire soulèvent des problèmes d'ordre physiologique difficiles à résoudre. La famille des Zygoptéridées est néanmoins la première de toute la flore paléozoïque dont on ait pu, grâce à l'anatomie, grâce à la structure de la trace foliaire, prouver l'évolution par rameaux parallèles ; on arrivera sans doute au même résultat pour la famille des Botryoptéridées. »

---

(1) Cf. P. Bertrand, *op. cit.* pp. 203-214.

(2) Ch. Scott, *studies*... p. 345 ; Seward, *Fossil plants* II, p. 461. — W. T. Gordon : on the relation between the fossil *Osmundaceæ* and the *Zygopterideæ* (*Proc. Cambridge Phil. Soc.* XV, 5, pp. 398-400, 1910). — W. T. Gordon : On the structure and affinitees of Diplolabis Romeri (Solms). (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XLVII, pt. IV, pp. 729-733, 1911).

(3) Cf. D. H. Scott : *Studies in fossil Botany*, ch. IX, 1909. — P. Bertrand : Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, 285 pages, 16 planches ; Danel ed. Lille, 1909. — P. Bertrand : L'étude anatomique des Fougères anciennes... (*Progressus rei botaniceæ*, IV, 2, pp. 215-281, 1912). — A. C. Seward : *Fossil plants*, II ch. XXV, 1910. — F. Pelourde : Paléontologie végétale (O. Doin ed.) pp. 273-304. 1914.

(4) P. Bertrand in *Progressus*, *op. cit.* p. 297.

L'acception du terme de Botryoptéridées par lequel Renault désignait une famille de Fougères anciennes comprenant les *Zygopteris* et les *Botryopteris* se trouve donc modifiée. Si nous adoptons la classification de M. Bertrand basée sur l'étude de la fronde et des traces foliaires, nous distinguerons la famille des Zygoptéridées dont les pétioles primaires ont deux plans de symétrie rectangulaires et la famille des Botryoptéridées dont les pétioles ont un seul plan de symétrie ; ces familles se placent dans l'ordre des *Inversicaténales*, caractérisé par la situation des pôles de la trace foliaire (situation *inverse* de celle que l'on observe chez les Fougères actuelles), comme aussi par la présence dans cette même trace de *pièces réceptrices* spécialisées pour émettre les arcs sortants destinés aux pétioles secondaires. On a fait des objections à l'emploi de ce terme d'*Inversicaténales*. M. Seward (1) lui reproche d'être fondé sur un caractère qui ne s'applique pas à la généralité du groupe et O. Lignier (2) lui trouve l'inconvénient d'être basé sur des données anatomiques qui transgressent vraisemblablement les limites du groupe.

(A suivre)

---

(1) A. C. Seward : *Fossil plants*, II, p. 432.

(2) O. Lignier : Le *Stauropteris oldhamia* et les Cœnoptéridées (*Soc. Bot. France*, Mém. 24, pp. 1, 27 et 28, 1912).

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(*suite*)

3. — Chênaie de Chêne pédonculé.

Comme la fûtaie de Hêtre, la fûtaie de Chêne pédonculé est un type actuellement très rare dans nos limites : ce qui en subsiste ne représente bien entendu qu'une forme altérée de la Chênaie primitive. Les fragments de fûtaie qui existent encore permettent cependant d'entrevoir la constitution du groupement. C'est dans les hautes buttes tertiaires, surtout dans la zone des marnes vertes et à la base des sables de Fontainebleau ainsi que sur les plateaux meuliers, que ces fragments sont le mieux développés. Les restes de fûtaie des bois de la Chartre (versant Nord, près la ferme de la Malmaison), établis sur les marnes vertes me serviront d'exemple.

Sous les arbres centenaires (*Quercus pedunculata* en peuplement pur) le taillis peu développé, comprend des Coudriers et quelques individus épars de *Cerasus avium*, *Sorbus Aucuparia*, *Populus Tremula*, *Acer campestre*, *Viburnum Opulus* ; des Châtaigniers (plantés) marquent, vers la lisière haute de la fûtaie, la zone des sables de Fontainebleau. Le *Lonicera Periclymenum* et quelques pieds de *Daphne Mezerum* complètent la végétation phanérophyte.

Le tapis herbacé, assez lâche, devient plus dense aux places mieux éclairées et comporte les plantes suivantes :

Grh	*Pteris aquilina*	r	**H**	*Oxalis Acetosella*	r
H	*Polystichum Filix-mas*	r	**H Ch**	*Euphorbia amygdaloides*	r
H	*Blechnum Spicant*	rr	**H**	*Viola silvestris*	pa
Grh	*Milium effusum*	pa	**Grh**	*Circœa lutetiana*	abt
Grh	*Holcus mollis*	r	**H**	*Epilobium montanum*	r
H	*Festuca heterophylla*	r	**H**	*Pirola rotundifolia*	rr
H	*Carex pallescens*	r	**H**	*Primula officinalis*	r
H	*C. silvatica*	abt	**H**	*P. elatior*	pa
H	*Luzula pilosa*	r	**H**	*P. vulgaris* (1)	cdt
H	*L. Forsteri*	pa	**Chh**	*Vinca minor*	pa
Grh	*Convallaria maialis*	abt	**H**	*Pulmonaria longifolia*	r
Grh	*Polygonatum multiflorum*	pa	**Chh**	*Lamium Galeobdolon*	cdt
Gb	*Endymion nutans*	cdt	**Chh**	*Glechoma hederacea*	pa
H	*Rumex sanguineus*	r	**H**	*Ajuga reptans*	abt
Th (H)	*Moehringia trinervia*	pa	**Chh**	*Veronica Chamædrys*	pa
Grh	*Anemone nemorosa*	cdt	**Chh**	*V. officinalis*	rr
H	*Ficaria ranunculoides*	pa	**H**	*Scrofularia nodosa*	pa
H	*Cardamine pratensis*	pa	**H**	*Valeriana officinalis*	r
H	*Potentilla Fragariastrum*	abt	**H**	*Phyteuma spicatum*	rr

La couverture muscinale ne comprend que quelques espèces toutes silvatiques banales, *Plagiochila asplenioides, Eurhynchium striatum, Thuidium tamariscinum, Mnium undulatum, M. punctatum, Hylocomium brevirostre, Isothecium viviparum.*

Je citerai encore, comme autres espèces importantes rencontrées dans d'autres fragments de fûtaie :

Aspidium aculeatum
Lychnis diurna
Monotropa Hypopitys
Lysimachia nemorum
Veronica montana
Asperula odorata

parmi lesquelles il faut remarquer des caractéristiques de la Hêtraie (*Veronica montana, Asperula odorata*) et de l'Aulnaie (*Lysimachia nemorum, Lychnis diurna*) ; les affinités qui lient la Chênaie à cette dernière association sont, d'ailleurs, multiples ; localement, les deux groupements sont intriqués et leur délimitation topographique est alors difficile à établir.

Si la Chênaie de Chêne pédonculé se présente rarement sous forme de fûtaie pleine, elle est par contre assez répandue comme taillis pur ou mêlé ; les deux types silvatiques les plus fréquents que l'Homme a substitués à la Chênaie primitive sont le taillis de Coudrier et le taillis de Charme, généralement accompagnés de Chênes en baliveaux.

Les peuplements de Coudrier sont surtout bien développés dans

---

(1) Avec les hybrides, *P. digenea* (*P. vulgaris* × *P. elatior*) et *P. brevistyla* (*P. vulgaris* × *P. officinalis*).

TABLEAU XVII

TAPIS HERBACÉ DU TAILLIS DE COUDRIER

(*Relevés statistiques*)

25 carrés de 25 cm. de côté ont été analysés pour chacun des 10 relevés ; les fréquences obtenues ont été ramenées à cinq degrés. Les relevés proviennent des localités suivantes : bois des Juliennes, près Mézy (1) ; bois de St-Laurent, près Sailly (2) ; bois des Frêneaux, près Jambville (3) ; bois des Garennes, près Aincourt (4) ; bois de Vaux (5) ; l'Hautie (6) ; bois du Heaulme (7) ; Garenne de Moussy (8) ; bois Girofay, près Auvers (9) ; bois de Figicourt, près Serans (10). Tous ces relevés se rapportent à des taillis recépés depuis 8 à 12 ans.

	ESPÈCES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Grh	*Pteris aquilina*	..	..	1	..	..	1	..	1	1	4
H	*Polystichum Filix-mas*	..	1	..	1	1	..	..	..	..	..
Grh	*Milium effusum*	4	..	3	1	..	..	5	..	1	..
Grh	*Holcus mollis*	..	2	..	..	1	..	..	3	..	2
H	*Poa nemoralis*	..	..	1	..	1	1	..	..	..	..
H	*Carex silvatica*	1	..	1	1	..	3	1	..	2	..
Gtb	*Arum maculatum*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	*Luzula pilosa*	..	1	..	..	1	..	1	..	1	..
Gb	*Endymion nutans*	5	1	1	5	3	2	3	5	2	5
Grh	*Polygonatum multiflorum*	1	..	4	..	2	1	1	..	1	..
Grh	*Convallaria maialis*	..	5	2	..	1	..	1	2	..	4
Gb	*Narcissus Pseudo-Narcissus*	..	..	..	..	..	3	..	..	..	..
Chh	*Stellaria Holostea*	1	..	..	1	..	..	..	1	1	..
Th (H)	*Mœhringia trinervia*	..	..	1	1	..	2	..	1	1	..
H	*Ranunculus auricomus*	1	3	1	..	..	..	4	..	..	..
Grh	*Anemone nemorosa*	5	5	5	5	5	4	2	4	5	2
H	*Ficaria ranunculoides*	2	..	3	5	..	..	..	..	..	..
H	*Cardamine pratensis*	..	..	..	..	4	1	..	..	1	..
H	*Potentilla Fragariastrum*	3	..	..	3	2	..	2	1	..	1
H	*Rubus fruticosus* agg.	..	..	1	1	..	..	1	..	1	1
H	*Vicia sepium*	..	..	..	1	..	1	1	..	1	..
H (Ch)	*Euphorbia amygdaloides*	..	..	1	..	1	..	1	1	1	..
H	*Viola silvestris*	2	1	..	4	3	..	1	2	2	1
Grh	*Circæa lutetiana*	..	..	..	2	..	1	..	..	..	..
H	*Sanicula europæa*	..	..	1	..	1	1	1	1	2	..
H	*Primula elatior*	..	..	..	1	..	..	..	..	..	..
H	*P. officinalis*	1	..	1	..	..	..	..	..	3	..
H	*Ajuga reptans*	..	1	2	..	..	2	1	..	..	..
Chh	*Lamium Galeobdolon*	2	3	..	1	1	..	2	3	..	.
Chh	*Veronica Chamædrys*	..	1	2	..	1	1	1	1	1	.
Chh	*V. montana*	1	..	..	1	..	..	..	..	..	..
Grh	*Adoxa Moschatellina*	2	..	..	1	2	..	2	..	..	..
H	*Phyteuma spicatum*	..	1	.	..	.	..	..	..	.	..
H	*Doronicum plantagineum*	2	..	2	..	..	..	..	1	..	..
H	*Valeriana officinalis*	1	..	..	2	1	1	1	2	..	.

les hautes buttes tertiaires, sur les pentes fraiches, mais bien drainées, à humus doux ; avec leur tapis de Géophytes sociales à floraison vernale, ces taillis constituent un groupement de physionomie et d'écologie bien tranchées.

Le tableau XVII représente dix relevés statistiques se rapportant au tapis herbacé de ce groupement.

Parmi les espèces qui assument un rôle important dans la physionomie et les aspects saisonniers du groupement, il faut citer *Anemone nemorosa*, *Endymion nutans*, *Polygonatum multiflorum*, *Adoxa*, *Ranunculus auricomus* ; toutes ces herbes mésophiles sont ici plus abondantes que dans aucun autre groupement et leur dominance locale, en colonies pures ou mixtes, crée autant de faciès distincts.

On observe, ici, en particulier, les « associations » complémentaires si bien étudiées par Woodhead [244], tel le groupement *Endymion-Holcus-Pteris* où les organes souterrains de chaque espèce se maintiennent à des niveaux différents du sol, tandis que les parties aériennes de ces mêmes plantes se développent successivement, de sorte que les trois associés peuvent végéter sans se nuire. Sont souvent réalisés aussi les groupements suivants : *Endymion-Anemone*, *Endymion-Adoxa*, *Milium-Anemone-Endymion*. Le groupement *Endymion-Mercurialis* est bien plus fréquent dans les bois mêlés des côtes calcaires (Pl. 12, phot. II).

Le taillis de Charme avec Chêne en baliveaux (Chêne pédonculé et, plus rarement, Chêne sessile) est bien moins répandu. Le sous-bois herbacé qui se développe dans les peuplements de Charmes ne présente aucun élément particulier (Pl. 12, phot. I) et les quelques relevés dont je dispose ne permettent pas de considérations générales ; il semble bien qu'on ne retrouve pas dans le Bassin de Paris — dans sa partie occidentale tout au moins — les associations Charme-Chêne pédonculé et Charme-Chêne sessile que les géobotanistes anglais ont distinguées [214].

Au contraire, le groupement Chêne-Coudrier si souvent décrit et analysé en Angleterre sous le nom de *Oak-hazel-copse* [1,223], est en tous points comparable aux peuplements de Coudrier que je viens d'étudier rapidement.

Dans les coupes récentes, on observe plusieurs espèces comme *Digitalis purpurea*, *Epilobium spicatum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Cirsium palustre*, *Juncus effusus* qui sont, les deux premières surtout, caractéristiques des clairières de tous les bois siliceux du Bassin de Paris.

Enfin, sur les talus siliceux des chemins qui traversent ces bois frais, une population muscinale très variée se rencontre qui sera étudiée avec la Chênaie de Chêne sessile où elle représente, comme ici, des groupements subordonnés et comporte les mêmes éléments.

II. — ASSOCIATIONS DES BOIS MÉSO-XÉROPHILES

Les bois secs sont représentés dans ce territoire par deux groupements naturels principaux : la Chênaie « calcaire » où le Chêne pubescent et le Chêne sessile sont souvent en mélange — le premier restant presque exclusivement localisé aux versants les plus chauds — et la Chênaie « siliceuse » où le Chêne sessile domine à l'exclusion du Chêne pubescent.

Le premier de ces groupements, qui n'est d'ailleurs représenté que par des fragments, a été rapidement analysé à propos de l'association à *Festuca duriuscula* avec laquelle il présente des liens génétiques très nets ; le second, ainsi que les groupements muscinaux des bois siliceux, sera étudié ici.

Les taillis de Châtaigniers, groupement cultural, substitué par l'Homme à des Chênaies ou à des bruyères, se rattachent directement à la Chênaie siliceuse par leur tapis herbacé et trouveront de ce fait leur place ici.

Enfin, les peuplements de Pins silvestres qui représentent aussi un groupement cultural substitué à des associations primitives seront analysés dans ce paragraphe, bien que leur autonomie floristique et physionomique, bien marquée dans le cas de peuplements anciens, eût peut-être justifié un traitement à part.

1. — Taillis siliceux de Chêne sessile.

Sur les sols siliceux purs, sablonneux et secs, formés aux dépens des alluvions anciennes, des graviers des hauts-plateaux, des sables de Beauchamp, des sables de Marines et des sables de Fontainebleau, le Chêne sessile est l'arbre qui domine le plus souvent ; dans les parties les plus sèches des plateaux meuliers, il est également abondant mais s'accompagne généralement de Chêne pédonculé.

Le Bouleau blanc est toujours présent dans les bois siliceux secs et caractérise les parties jeunes des taillis ; le Bouleau pubescent, répandu dans les hautes buttes tertiaires, forme, avec le Pommier sauvage, le Sorbier des Oiseleurs, le Néflier, le Houx, le cortège arborescent de la Chênaie siliceuse (1) ; le Chèvrefeuille (*Lonicera Periclymenum*) représente les lianes. Dans les parties claires du taillis, les Bouleaux s'accompagnent de la Bourdaine, du Genêt à balai, du Tremble. La Myrtille enfin qui, dans les buttes tertiaires où elle est presque exclusivement localisée, couvre des hectares de pentes, est un des éléments distinctifs de ces bois siliceux lorsque le sol devient acide.

Le type le plus souvent réalisé sur les sables siliceux purs et secs est un taillis clair à tapis herbacé et muscinal peu varié, où les plantes sociales couvrent de grandes surfaces.

Le cortège herbacé de ces taillis siliceux, comporte les éléments caractéristiques suivants :

Grh	*Polypodium Dryopteris*	RR	**Gtb**	*Conopodium denudatum*	RR
Grh	*Pteris aquilina*	CC	**H**	*Peucedanum parisiense*	PR
H	*Deschampsia flexuosa*	CC	**H**	*Pirola minor*	R
H	*Festuca capillata*	C	**H**	*Pulmonaria angustifolia*	PC
H	*Carex pilulifera*	C	**H**	*Teucrium Scorodonia*	CC
H	*Luzula Forsteri*	C	**H**	*Melampyrum pratense*	CC
Grh	*Convallaria maialis*	C	**H**	*Hieracium boreale*	PC
H	*Sedum purpurascens*	PC	**H**	*H. umbellatum*	C
H	*Orobus tuberosus*	R	**H**	*H. rigidum*	PC
H	*Hypericum pulchrum*	C	**H**	*H. vulgatum*	PC

Parmi les espèces de valeur discriminative moins élevée, je citerai :

H	*Blechnum Spicant*	PC	**H**	*Saxifraga granulata*	PC
H	*Anthoxanthum odoratum*	C	**Grh**	*Anemone nemorosa*	PC
Grh	*Calamagrostis Epigeios*	PC	**H**	*Potentilla Fragariastrum*	C
Grh	*Holcus mollis*	C	**H (Ch)**	*Euphorbia amygdaloides*	C
H	*Festuca heterophylla*	PC	**H**	*Betonica officinalis*	CC
H	*Poa nemoralis*	PC	**Chh**	*Veronica officinalis*	CC
H	*Carex muricata*	R	**Th**	*Melampyrum cristatum*	R
Chh	*Stellaria Holostea*	PC	**H**	*Solidago Virga-aurea*	C
H	*Silene nutans*	RR	**H**	*Doronicum plantagineum*	R

Quelques-unes des espèces énumérées dans ces listes sont étroitement localisées dans les Chênaies de tel ou tel niveau : *Polypodium*

---

(1) Des Pins silvestres et des Châtaigniers, plantés ou subspontanés, se rencontrent en individus isolés dans ces bois de Chênes.

Dryopteris, *Pirola minor* et *Silene nutans* ne s'écartent pas des hautes buttes tertiaires, *Conopodium denudatum* n'existe que dans le bois du Chênay, près Vétheuil, *Peucedanum parisiense*, *Pulmonaria angustifolia*, *Holcus mollis*, *Pteris aquilina* sont rares ou nuls sur les alluvions anciennes, tandis que *Saxifraga granulata* et *Carex muricata* sont exceptionnels dans les Chênaies des sables stampiens.

Sur les alluvions anciennes et les graviers des hauts-plateaux, on observe, à côté de la Chênaie siliceuse homogène, des Chênaies mixtes où des espèces de la Chênaie « calcaire » et de la Chênaie « siliceuse » se rencontrent en mélange intime, signalant la présence d'îlots calcaires ; c'est, réalisé dans un groupement silvatique, le « mictium » déjà signalé à propos des pelouses siliceuses et calcaires établies sur les alluvions anciennes (colonies hétérotopiques de Gillot (120)).

Voici, comme exemple de ces Chênaies en mosaïque, un relevé provenant de la lisière occidentale du bois du Chênay, près Vétheuil (graviers des hauts-plateaux).

Le Chêne sessile domine en taillis clair avec quelques individus épars de Chêne pubescent, de Bouleau blanc, de Viorne ; le *Lonicera Periclymenum* est abondant, le Genêt à balai rare. Le tapis herbacé comprend les espèces suivantes :

Grh	*Pteris aquilina*	pa	**Ch**	*Helianthemum vulgare*	r
H	*Brachypodium pinnatum*	**dt**	**H**	*Viola hirta*	r
H	*Festuca capillata*	abt	**H**	*Peucedanum parisiense*	rr
Grh	*Carex glauca*	rr	**Gtb**	*Conopodium denudatum*	rr
H	*C. pilulifera*	r	**Chl**	*Calluna vulgaris*	pa
Grh	*Cephalanthera ensifolia*	r	**H**	*Primula officinalis*	rr
Gth	*Orchis bifolia*	rr	**H**	*Vincetoxicum officinale*	ta
G	*Limodorum abortivum*	rr	**H**	*Pulmonaria angustifolia*	r
H	*Aquilegia vulgaris*	pa	**Th**	*Melampyrum cristatum*	pa
H	*Spiræa Filipendula*	pa	**H**	*Calamintha Clinopodium*	abt
H	*Fragaria vesca*	pa	**H**	*Betonica officinalis*	pa
H	*F. collina*	r	**H**	*Teucrium Scorodonia*	abt
H	*Geranium sanguineum*	r	**H**	*Galium silvestre*	r
H	*Polygala vulgaris*	rr	**H**	*Scabiosa Succisa*	ta
H	*Euphorbia Cyparissias*	r	**H**	*Campanula persicifolia*	r
H	*Hypericum montanum*	r	**H**	*Serratula tinctoria*	rr
H	*H. pulchrum*	abt	**H**	*Hieracium umbellatum*	r
H	*H. perforatum*	pa	**H**	*Hypochœris maculata*	r

La population muscinale n'est représentée que par quelques espèces : *Mnium affine*, *Dicranum scoparium*, *D. undulatum*, *Hypnum Schreberi*, *Scleropodium illecebrum*, *Hylocomium splendens*.

Des Chênaies mixtes comparables à celles-ci se retrouvent çà et là dans le Bassin de Paris et l'Ouest de la France : on pourrait citer des

TABLEAU XVIII

FACIES STRATIFIÉS DES TAILLIS SILICEUX DE CHÊNE SESSILE ET DE BOULEAUX

	1	2	3	4	5	6	7
Strate arborescente	*Quercus sessiliflora*	*Quercus sessiliflora*	*Quercus sessiliflora*	*Quercus sessiliflora*	*Quercus sessiliflora* *Betula alba* *B. pubescens*	*Betula pubescens*	*Betula alba*
Strate arbustive	—	*Lonicera Periclymenum*	—	*Ilex Aquifolium*	—	—	*Rhamnus Frangula*
Strate **suffrutescente et herbacée**	*Convallaria maialis* *Anemone nemorosa*	*Melampyrum pratense* *Festuca capillata*	*Holcus mollis* *Pteris aquilina*	*Vaccinium Myrtillus*	*Vaccinium Myrtillus* *Calluna vulgaris* *Deschampsia flexuosa*	*Vaccinium Myrtillus* *Pteris aquilina*	*Pteris aquilina*
Strate muscinale	*Thuidium tamariscinum*	*Polytrichum formosum*	—	*Hylocomium splendens*	*Hypnum Schreberi* *Leucobryum glaucum*	*Hypnum Schreberi*	—

relevés provenant de Fontainebleau (98), du Poitou (165) ou de la Vendée (95) par exemple, et comportant la presque totalité des espèces nommées ci-dessus. On peut parler ici d'une association du Chêne sessile *sensu lato* (*Quercetum sessiliflorae*).

Dans les jeunes coupes, on rencontre plusieurs espèces qui ne s'écartent guère ici de ce type de bois siliceux sec : *Senecio silvaticus* et *Polygonum dumetorum* sont exclusifs de cette station. Avec *Epilobium spicatum*, *Digitalis purpurea*, déjà signalés dans les coupes de la Chênaie de Chêne pédonculé, *Galeopsis Tetrahit*, *Verbascum Thapsus*, *Myosotis intermedia*, *Gnaphalium silvaticum*, *Rumex Acetosella*, pour ne citer que les plus importantes, ces espèces constituent un petit groupement bien individualisé malgré son caractère passager. La présence fréquente de *Chenopodium polyspermum* et de *Solanum nigrum*, nitratophiles de cultures sarclées, témoignent de l'active nitrification locale du sol forestier durant la phase de lumière.

La végétation muscinale du taillis lui-même est peu variée ; c'est dans les hautes-buttes tertiaires qu'elle est le mieux représentée par suite de l'humidité atmosphérique plus élevée, conséquence d'un relief assez accentué : *Hypnum Schreberi*, *Thuidium tamariscinum*, *Scleropodium purum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Dicranella heteromalla*, *Campylopus flexuosus*, *Mnium hornum*, *Leucobryum glaucum* (1) sont les plus fréquentes (2).

La présence dans le cortège de la Chênaie siliceuse de plusieurs espèces sociales permet la distinction de faciès bien nets et présentant une stratification plus ou moins complexe ; le tableau XVIII montre quelques-uns des plus répandus de ces faciès stratifiés.

(*A suivre*)

---

(1) Cette Mousse est presque exclusivement localisée dans les hautes buttes tertiaires, sur les sables de Fontainebleau surtout, où elle est souvent fertile.

(2) Dans les coupes récentes, ces espèces rentrent en régression, tandis qu'apparaissent plusieurs Muscinées de lumière : *Ditrichum pallidum*, *Ceratodon purpureus*, *Pleuridium subulatum*, en particulier. Je citerai encore ici une petite association qui n'est d'ailleurs pas spéciale aux bois siliceux, c'est l'association qui se développe sur les emplacements des meules à charbon de bois : *Funaria hygrometrica*, *Bryum argenteum*, *Bryum cespiticium*, *B. capillare*, *Barbula convoluta*, *Marchantia polymorpha minor* sont les plus fréquentes avec de nombreux Champignons, parmi lesquels les Discomycètes sont surtout caractéristiques.

NOTE BIBLIOGRAPHIQUE

Flora Batava. Afbeelding en beschrijvingder nederlandsche gewassen (406ᵉ-409ᵉ aflevering,'s-gravenhage 1921).

Une analyse des livraisons précédentes a paru dans la Revue générale de Botanique; nous trouvons dans ces nouveaux fascicules la description de 20 espèces dont 12 espèces de Champignons.

De fort belles planches en couleurs accompagnent le texte rédigé en hollandais et en français.

Les Phanérogames décrites sont en général des plantes introduites en Hollande et pour chacune d'elles le pays d'origine est indiqué.

Ce sont 4 composées : *Spilanthes decumbens* A. H. Moore Var. *macropoda* A. H. Moore, plante originaire du Brésil et de l'Uruguay, importée probablement avec des céréales ; *Artemisia Ludoviciana* Nutt. et *A. longifolia* Nutt., provenant toutes deux de l'Amérique du Nord ; *Centaurea iberica* Trev., plante de la région méditerranéenne.

1 Rosacée : *Rubus Kaltenbachii* Metsch décrite tout d'abord aux environs d'Aix-la-Chapelle.

1 Amarantacée : *Axyris amarantoides* L.; cette plante originaire de la Russie méridionale est passée de là en Sibérie, puis aux Etats-Unis et est revenue en Europe.

2 Polygonacées : *Rumex bucephalophorus* L., de la région méditerranéenne et *Rumex Areschougii* Beck (*R. palustris* × *R. crispus Areschougii*) provenant de la région de la Prusse occidentale.

Les champignons comprennent 8 Agaricinées : *Naucoria* (*Pholiota*) *erinacea* Fr., *Lactarius uvidus* Fr., *Stropharia stercoraria* Fr., *Pholiota* (*Rozites*) *caperata* P., *Flammula sapinea* Fr., *Coprinus Boudieri* Quel, *Russula cyanoxantha* Fr., *Naucoria cucumis* P.

1 Clavariée : *Clavaria muscoides* L.

1 Hydnée : *Hydnum infundibulum* Swartz.

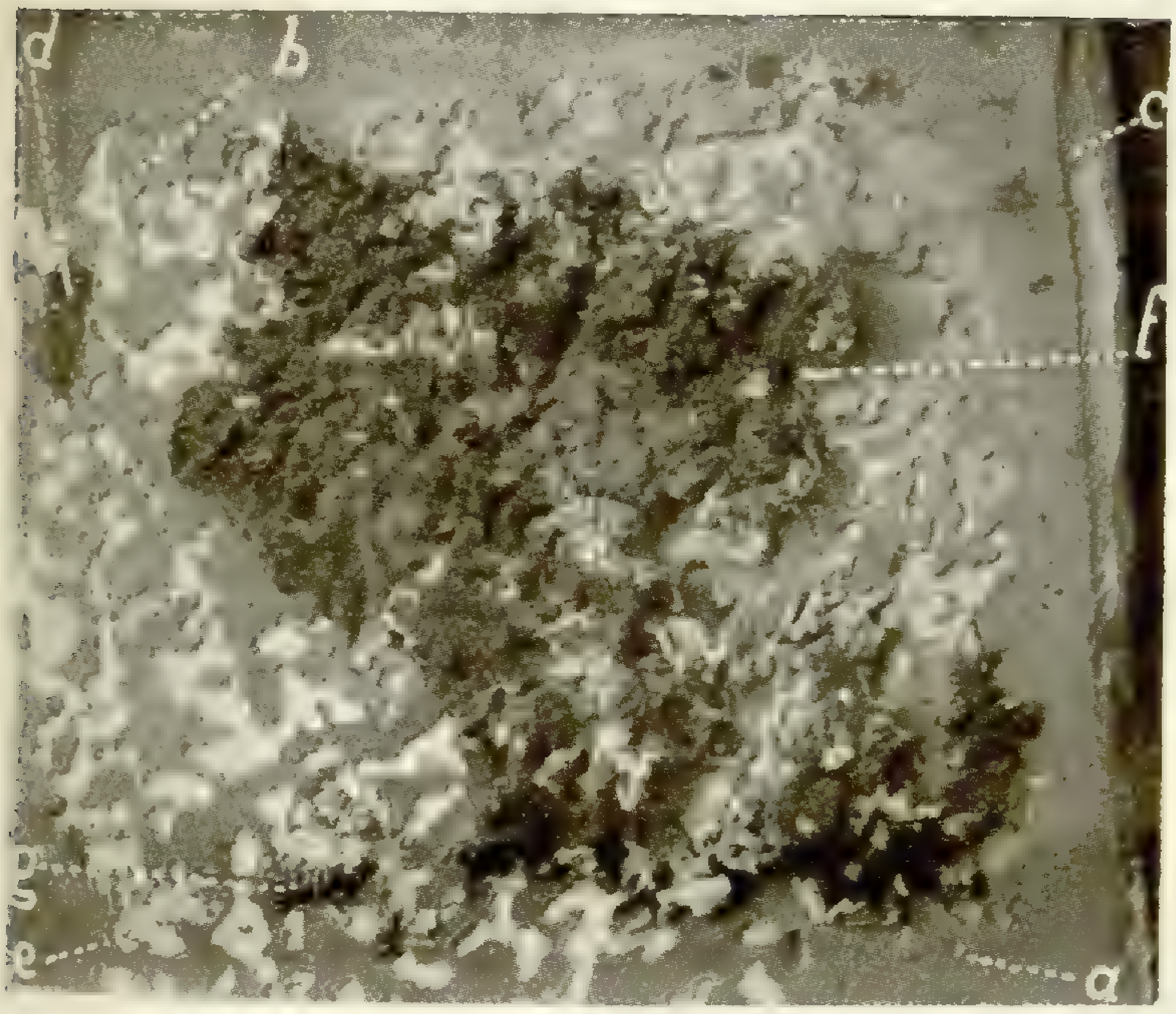
1 Polyporée : *Merulius corium* Fr.

1 Nidulariacée : *Nidularia confluens* Fr.

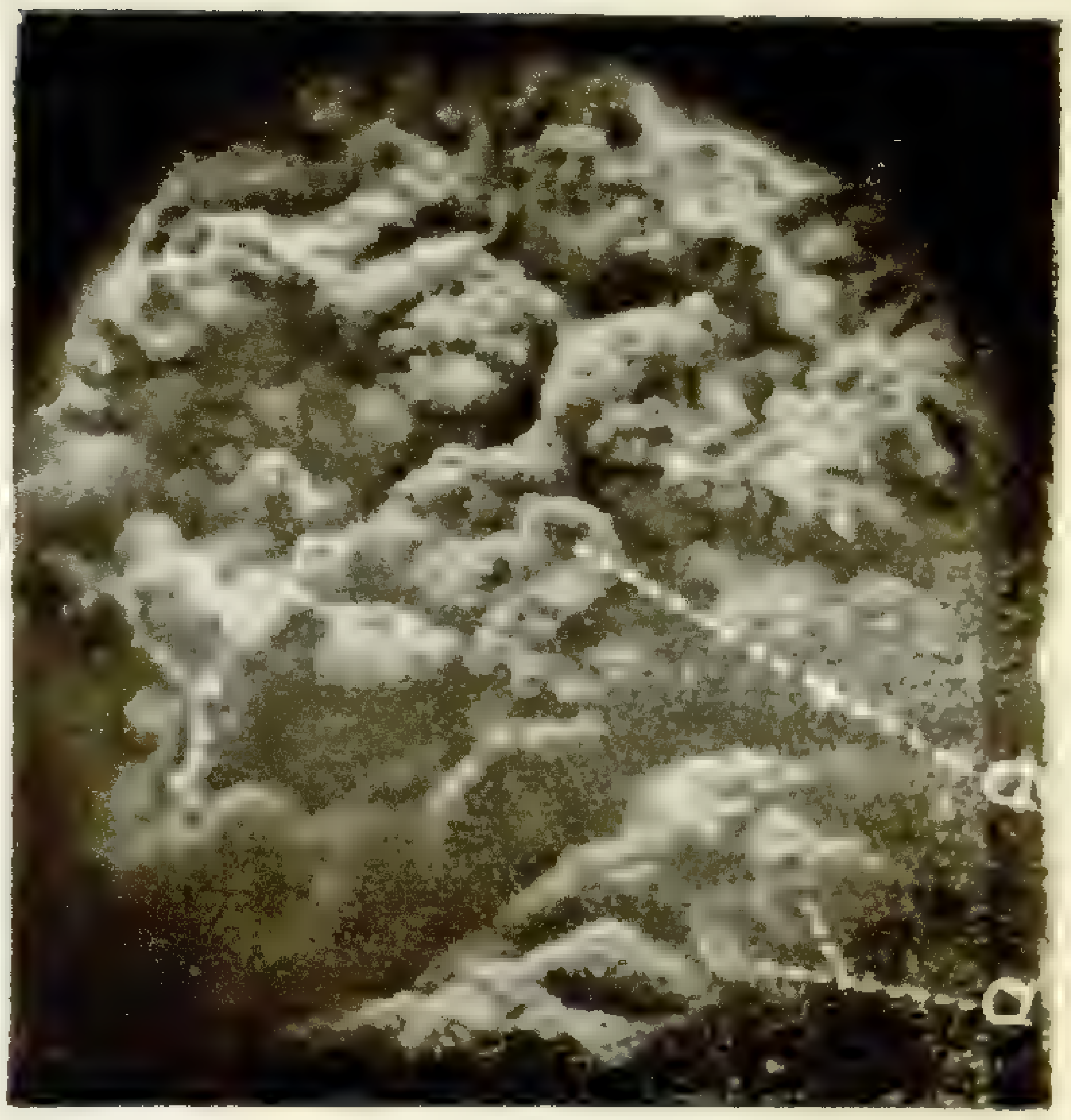
On peut signaler que *Naucoria erinacea* Fr. et *Coprinus Boudieri* Quel n'ont été trouvés que récemment en Hollande.

Jacques Gaumé

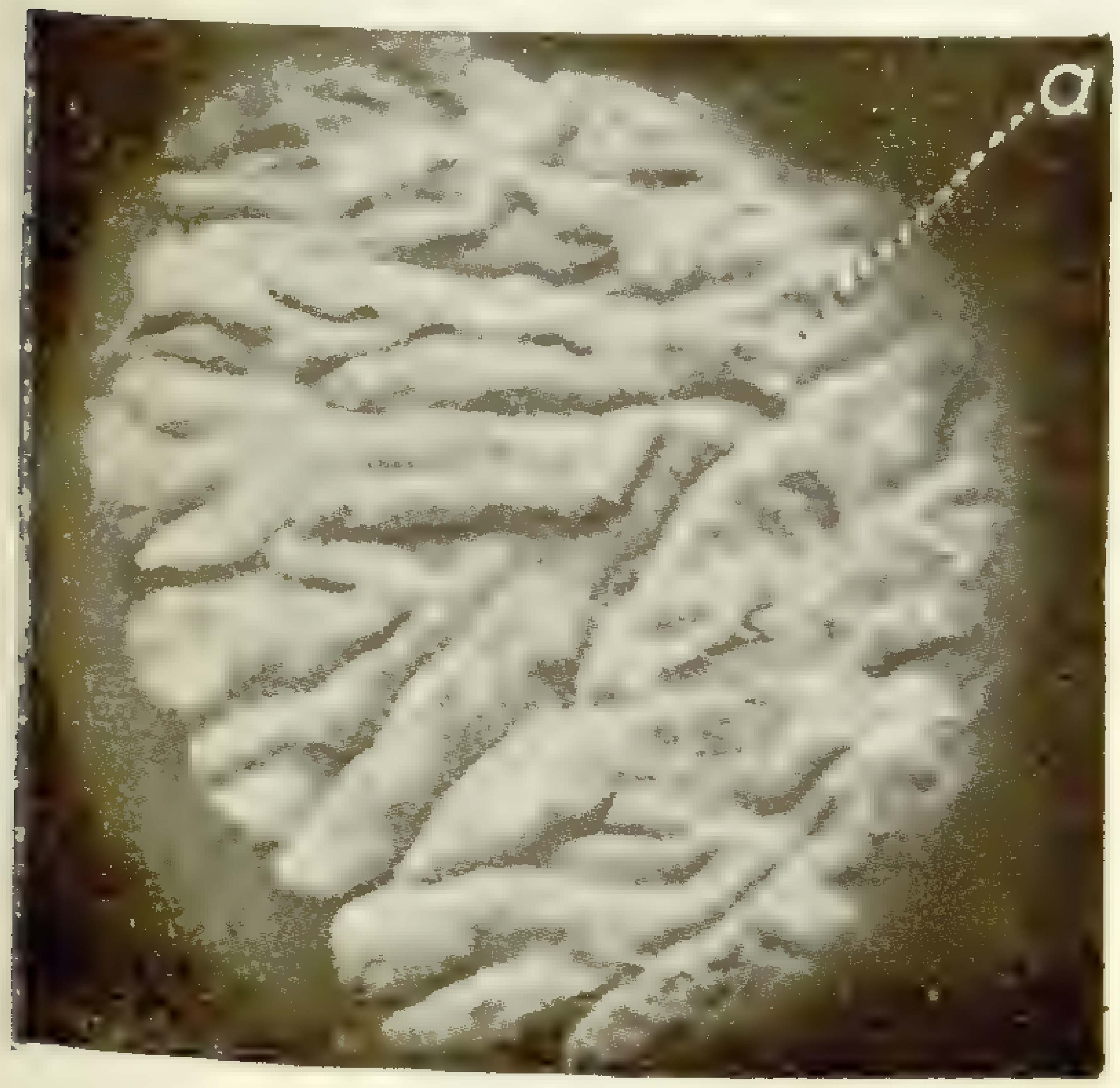
Nemours. — Imp. André Lesot · *Le Gérant :* Emile Michaudon



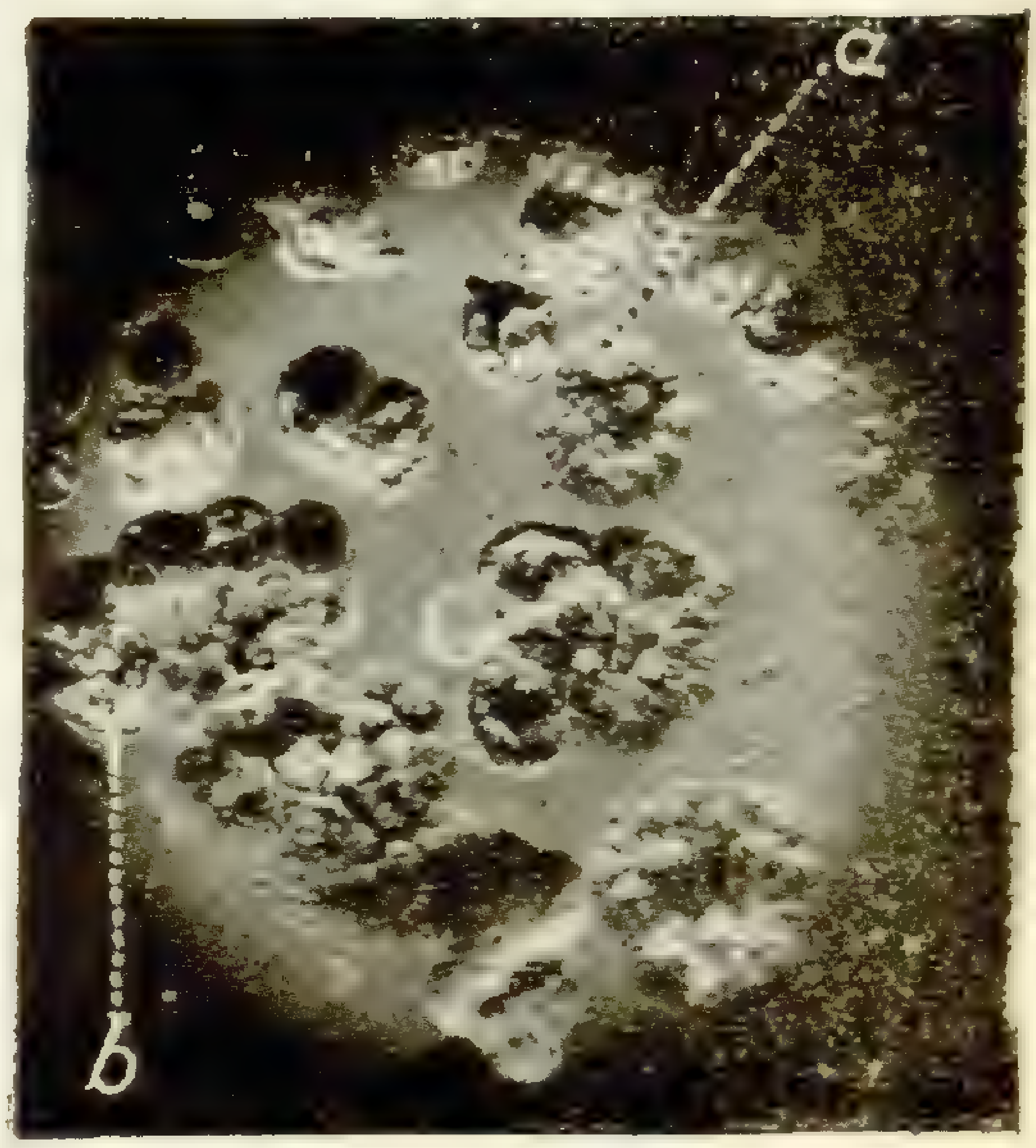
1



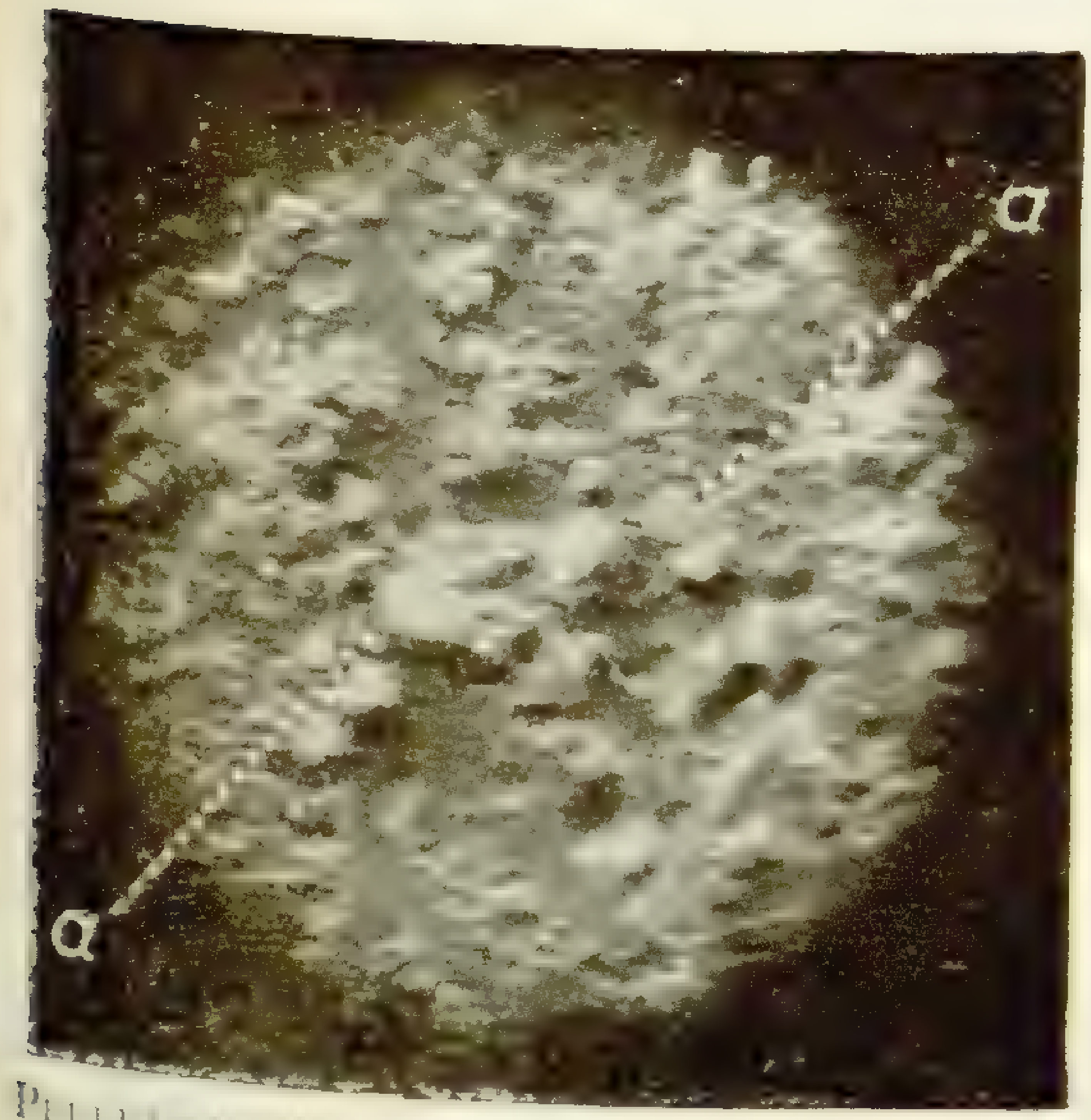
2



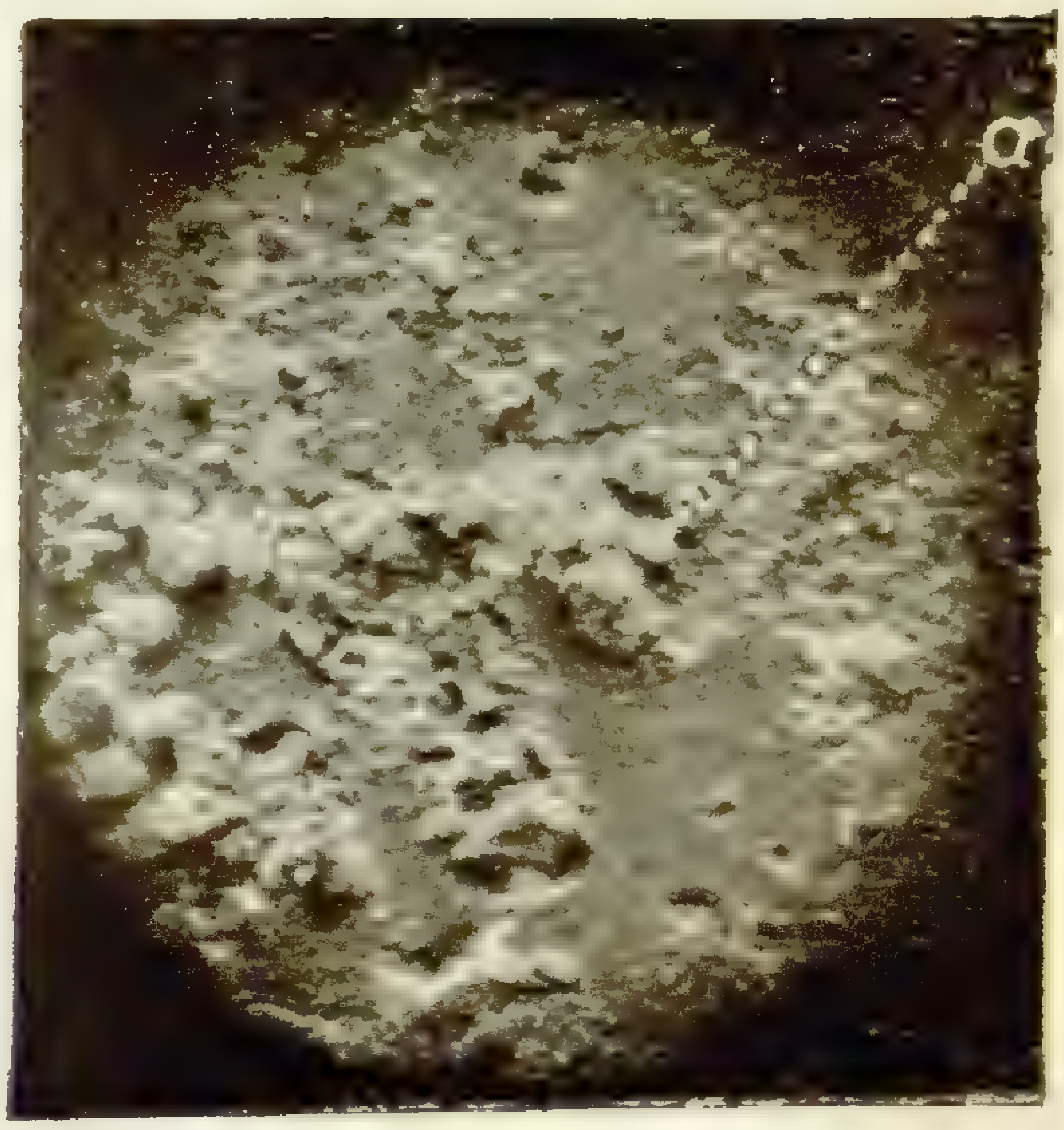
4



3



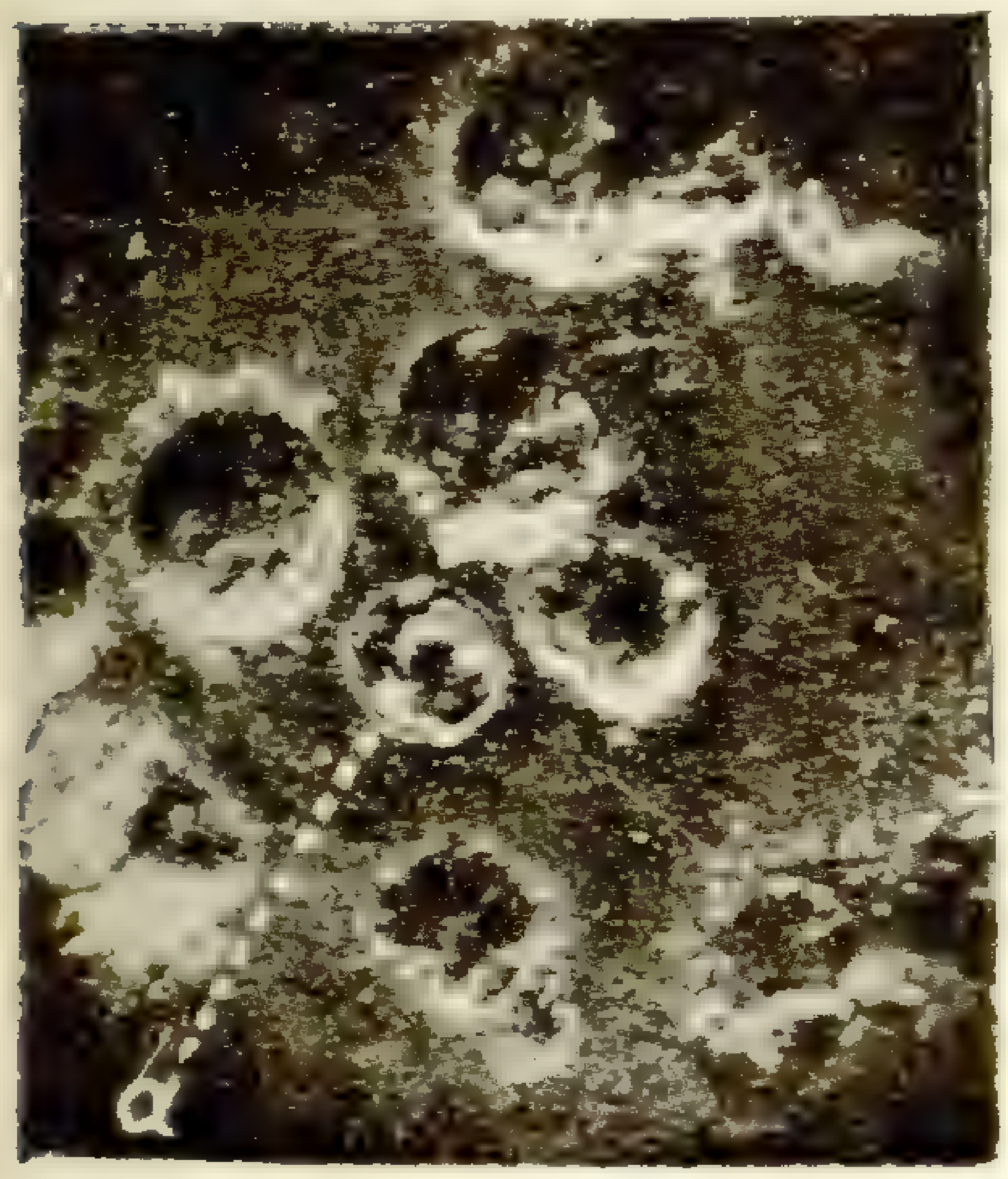
5



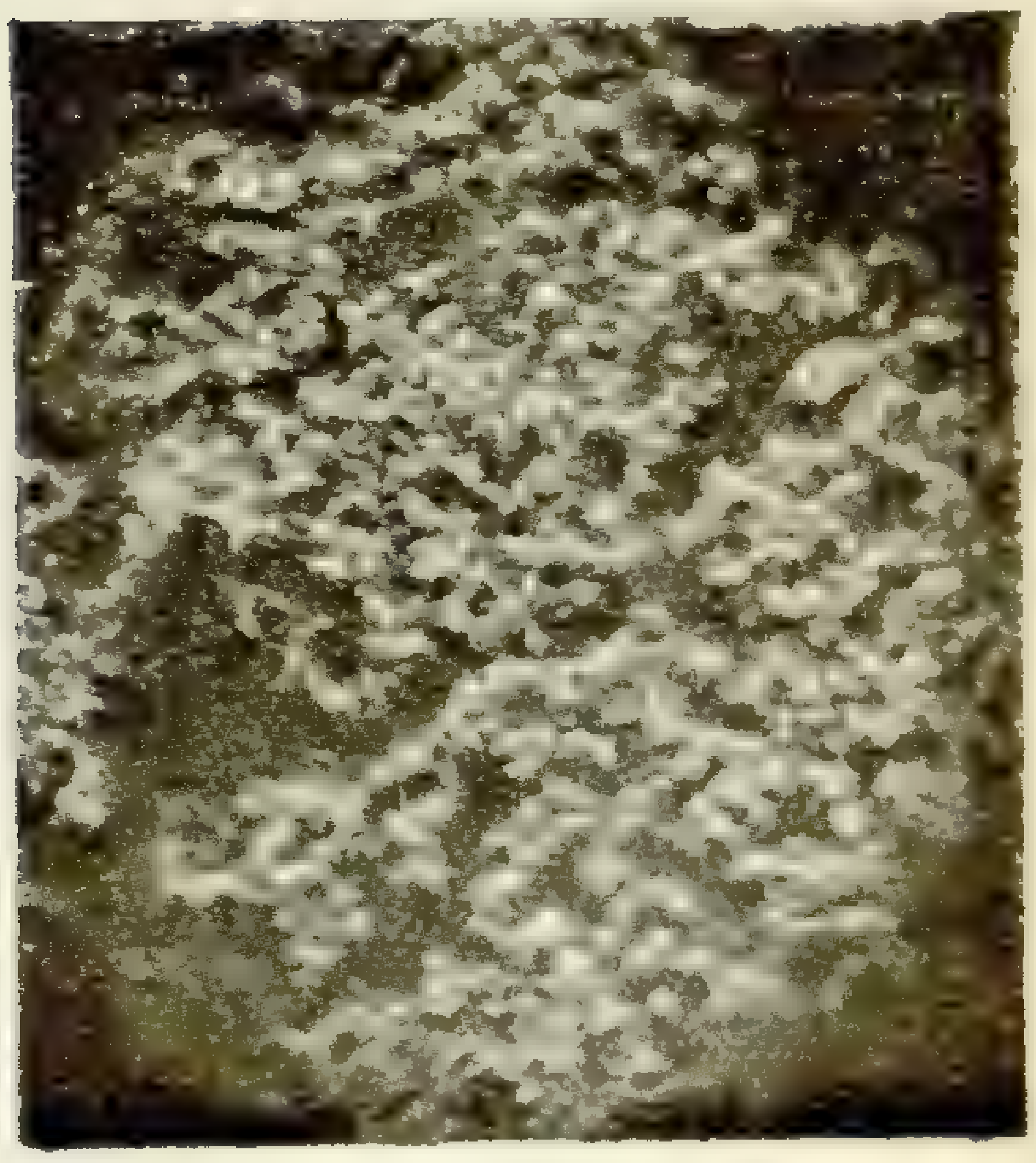
6

[illegible], phot. [illegible] Sc.

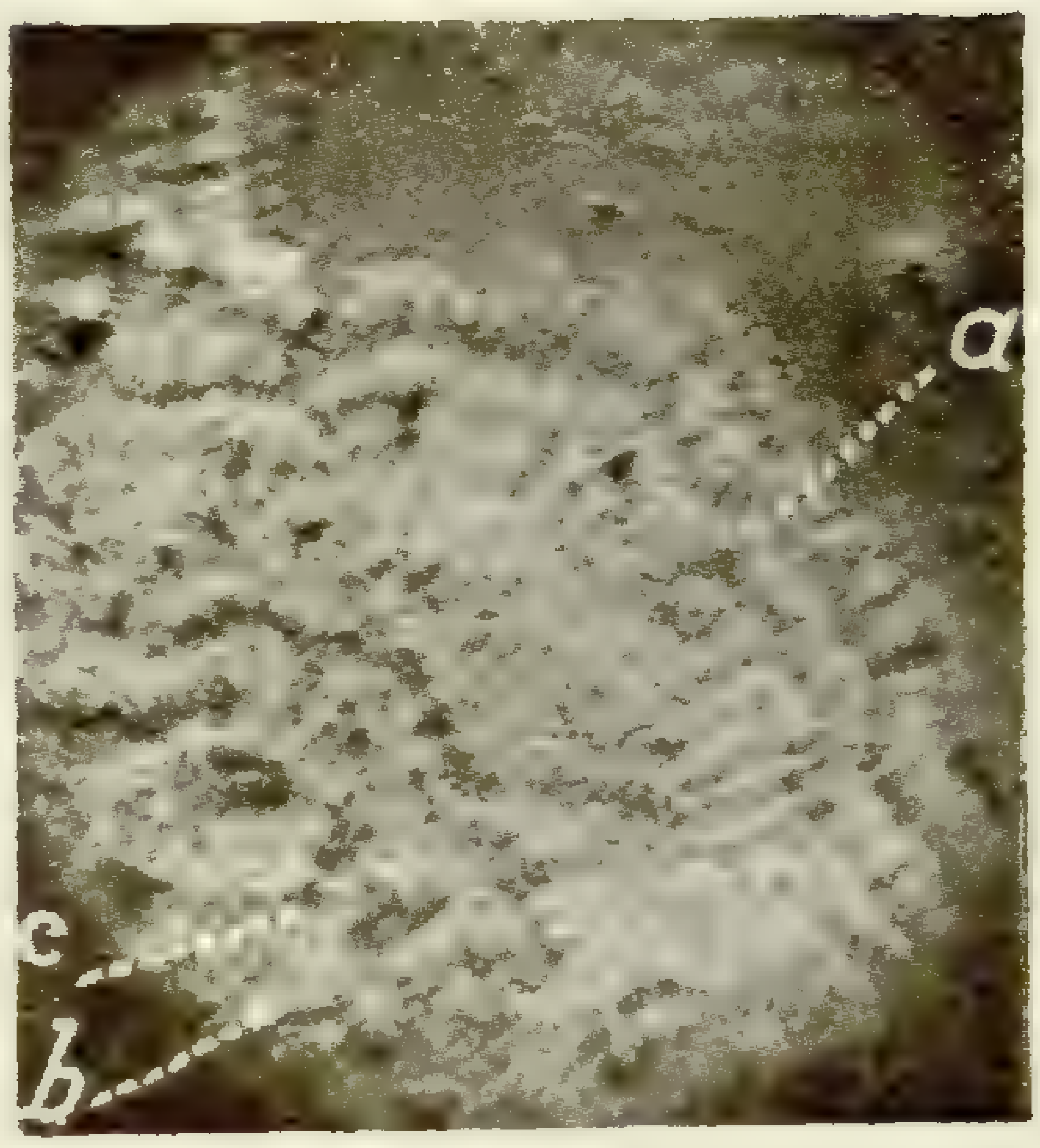
Les Lichens vitricoles



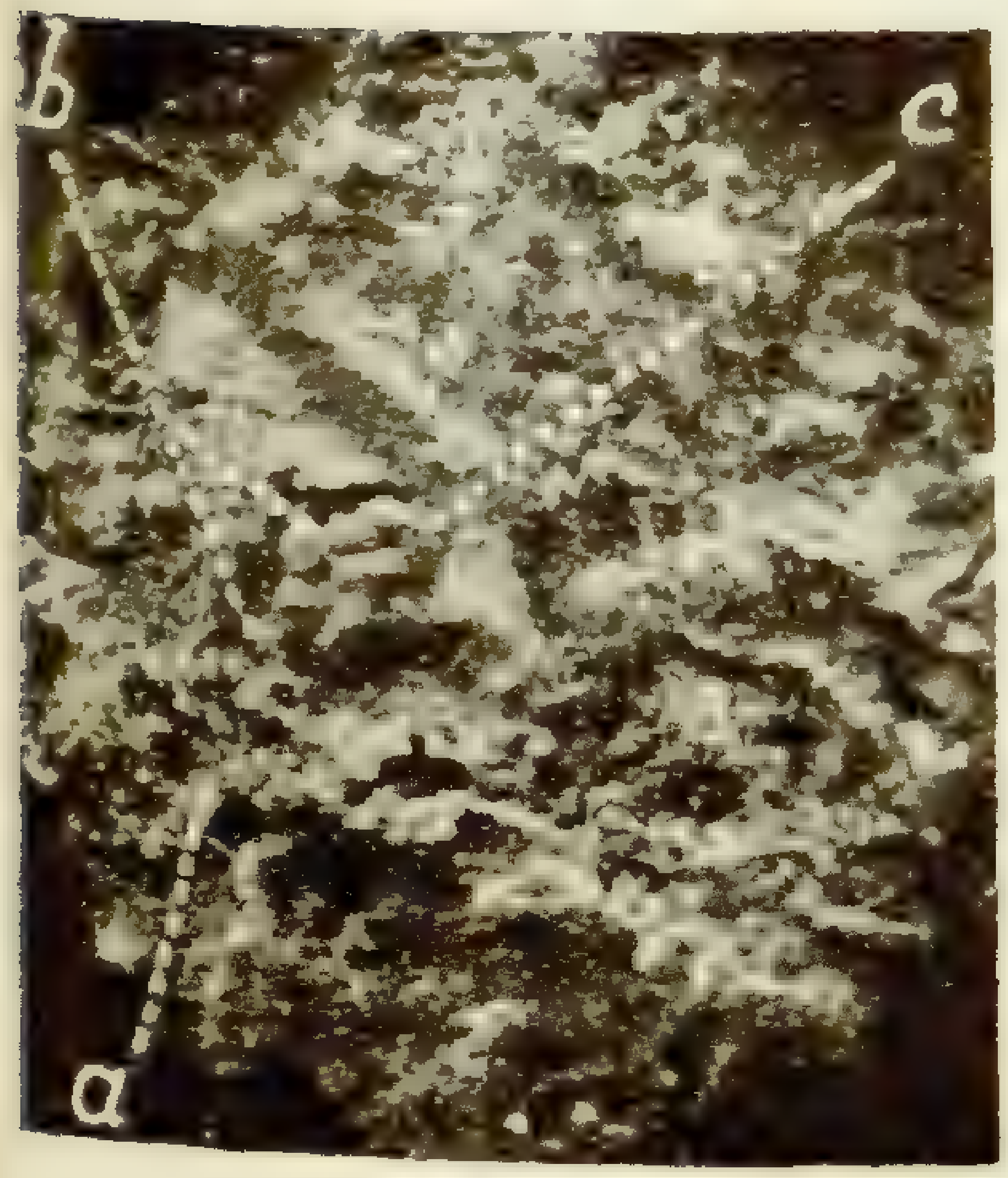
7



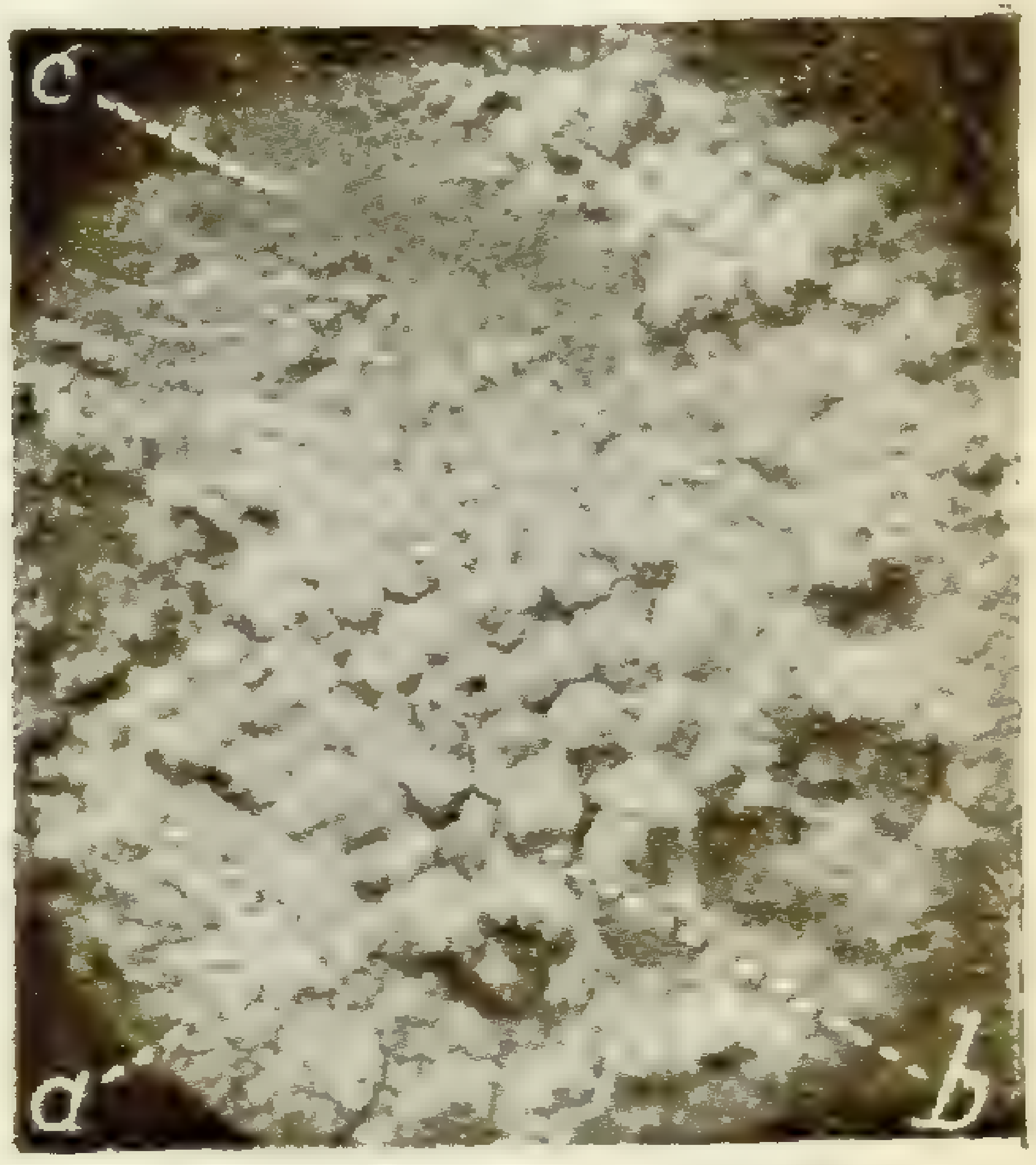
8



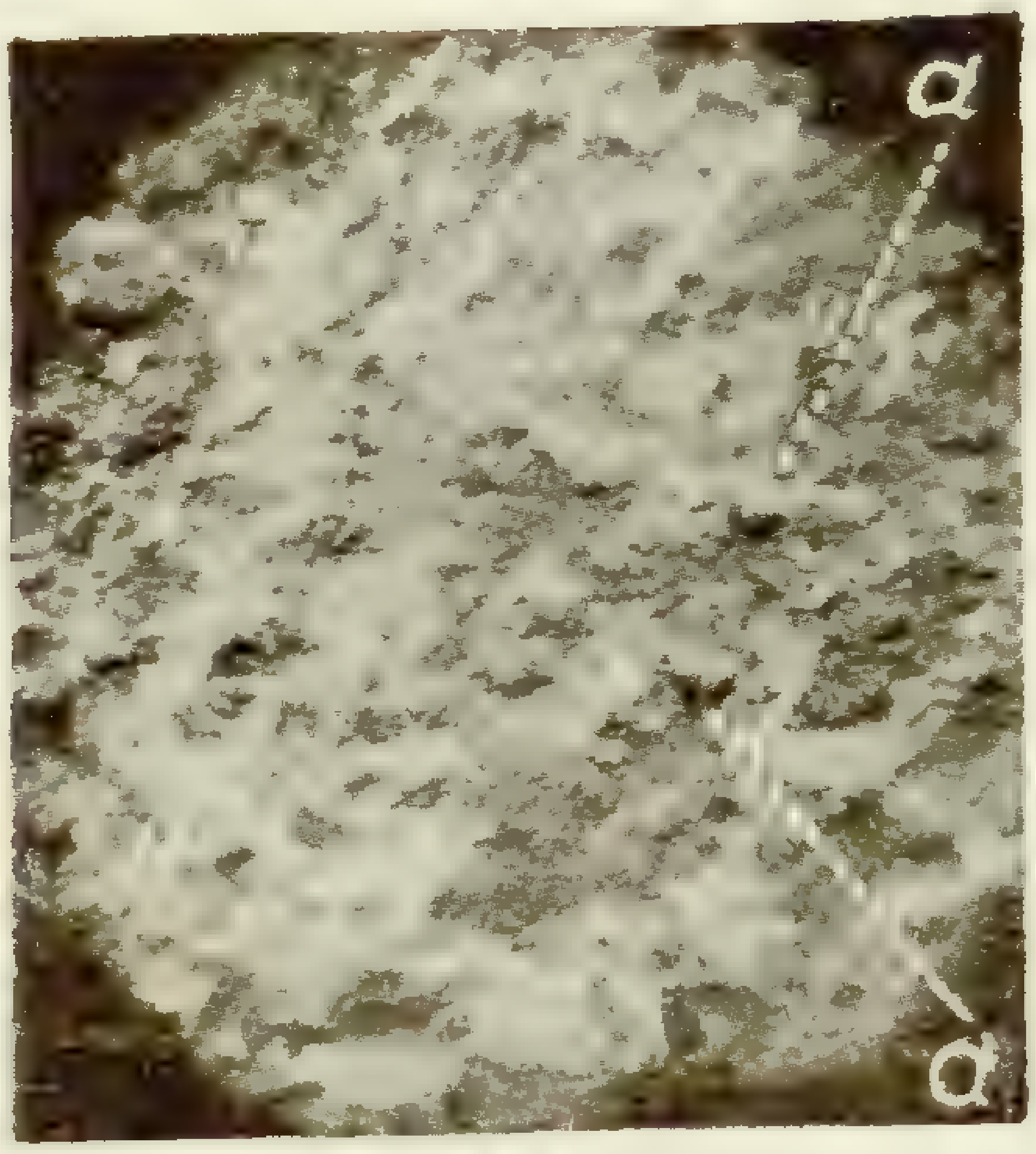
9



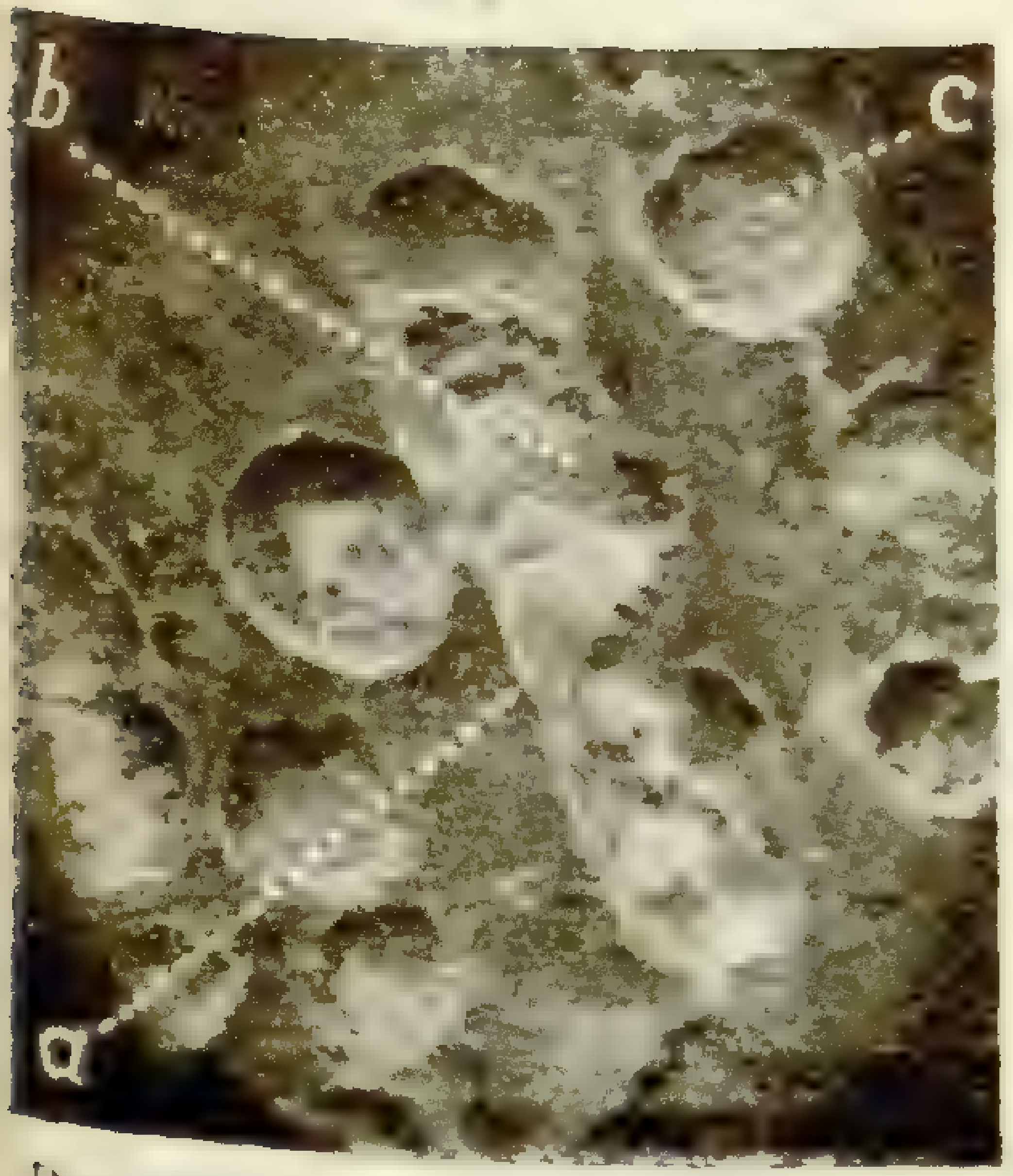
10



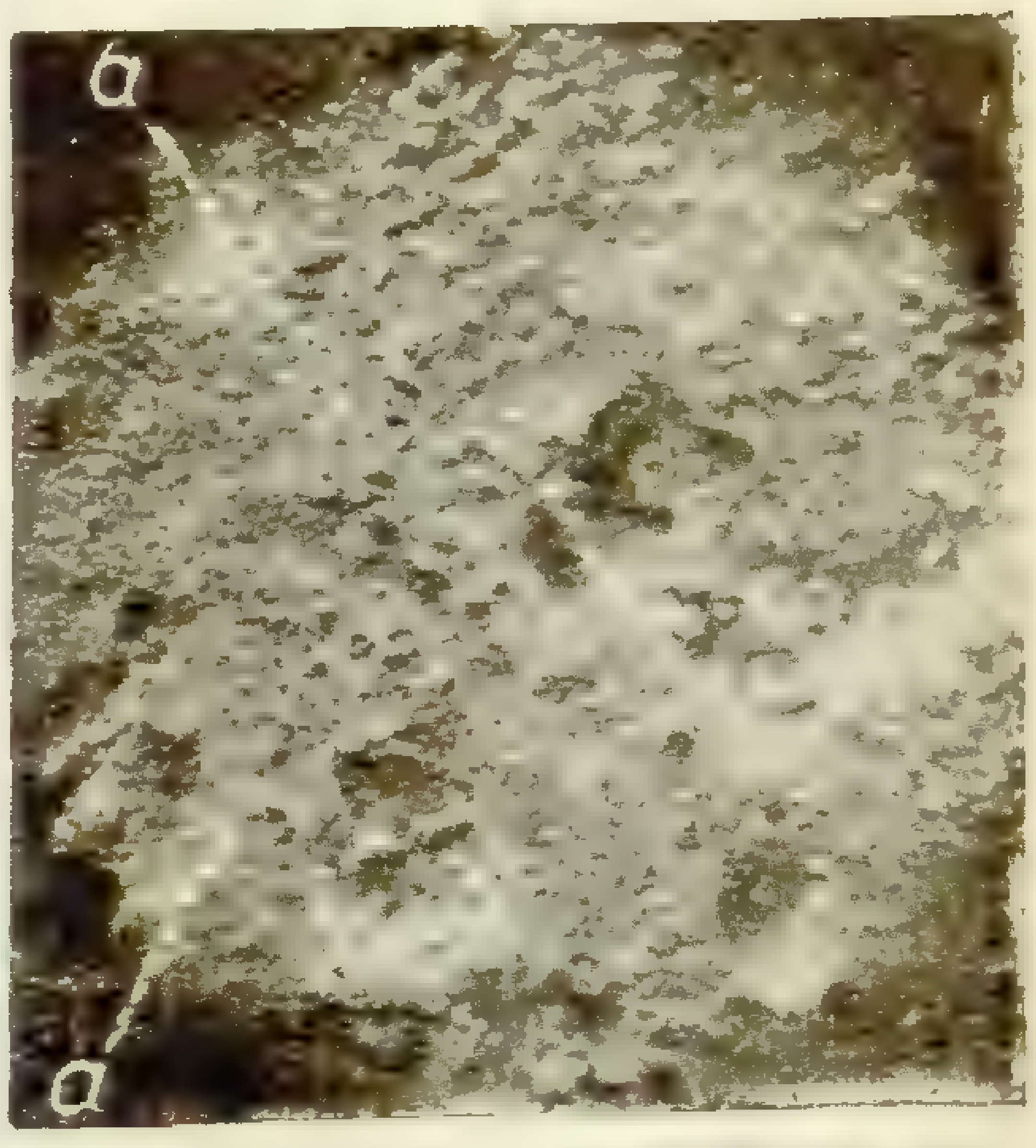
11



12



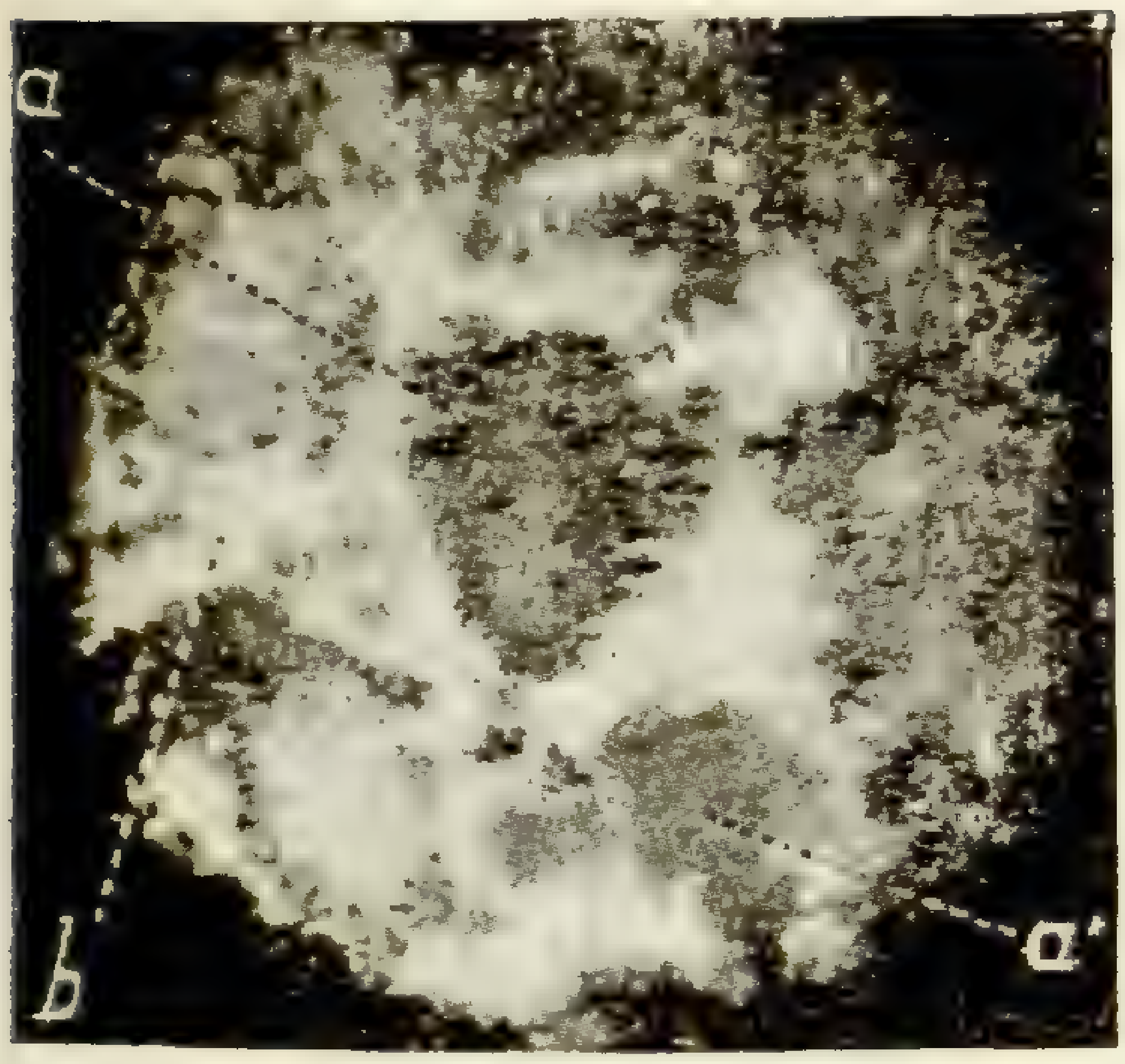
13



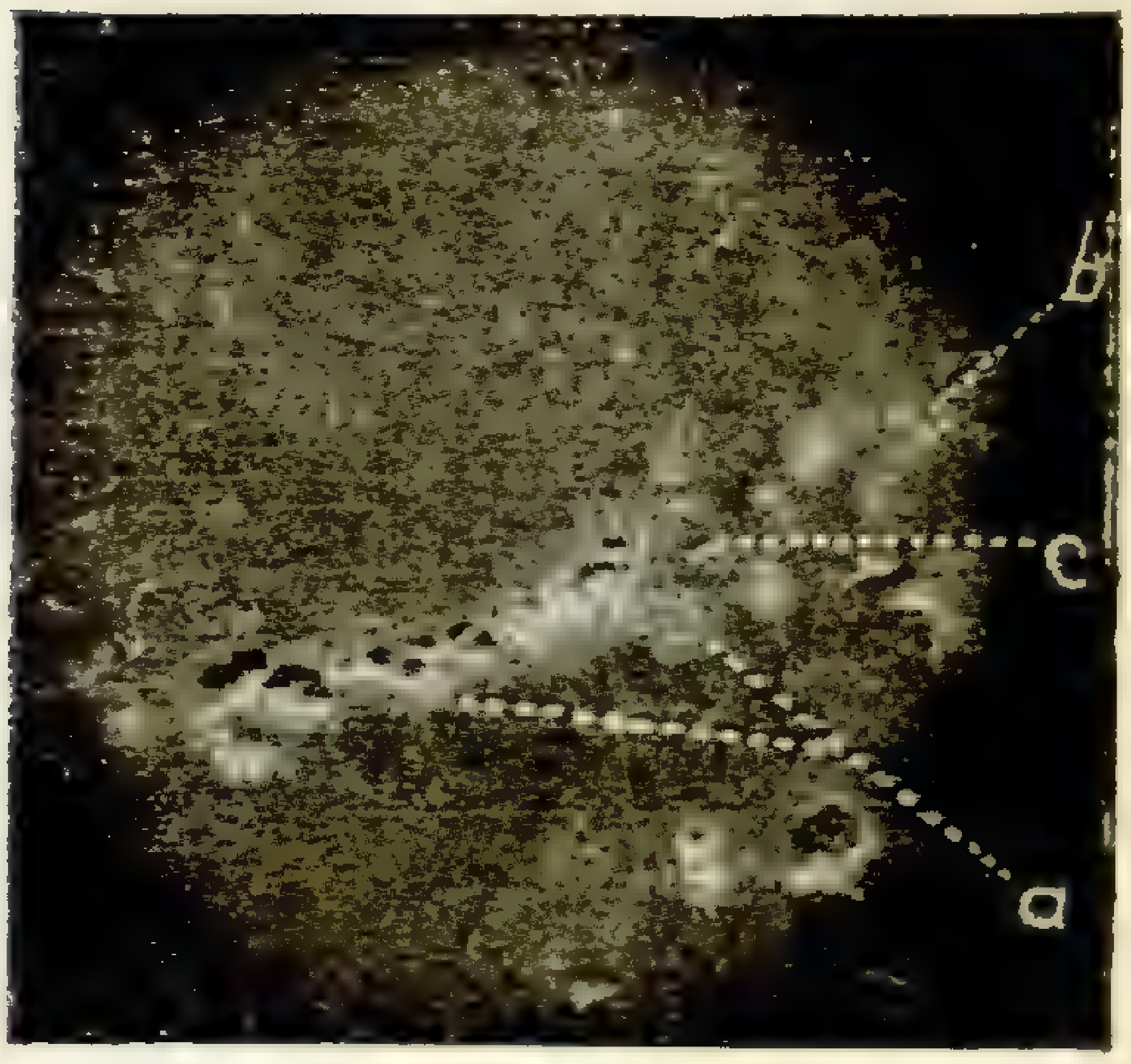
14

PELLETIER, phot. BRUN, sc.

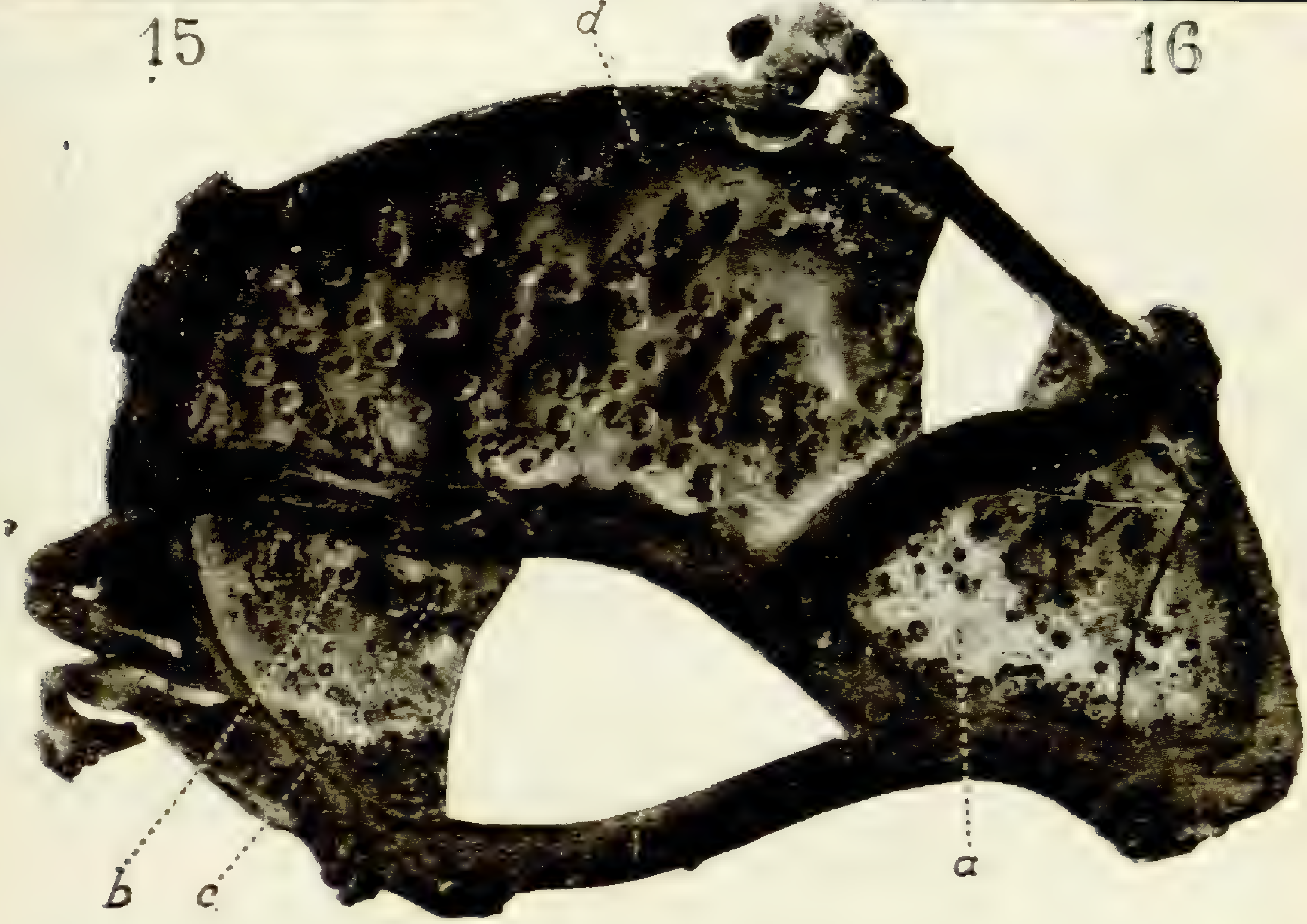
Les Lichens vitricoles



15

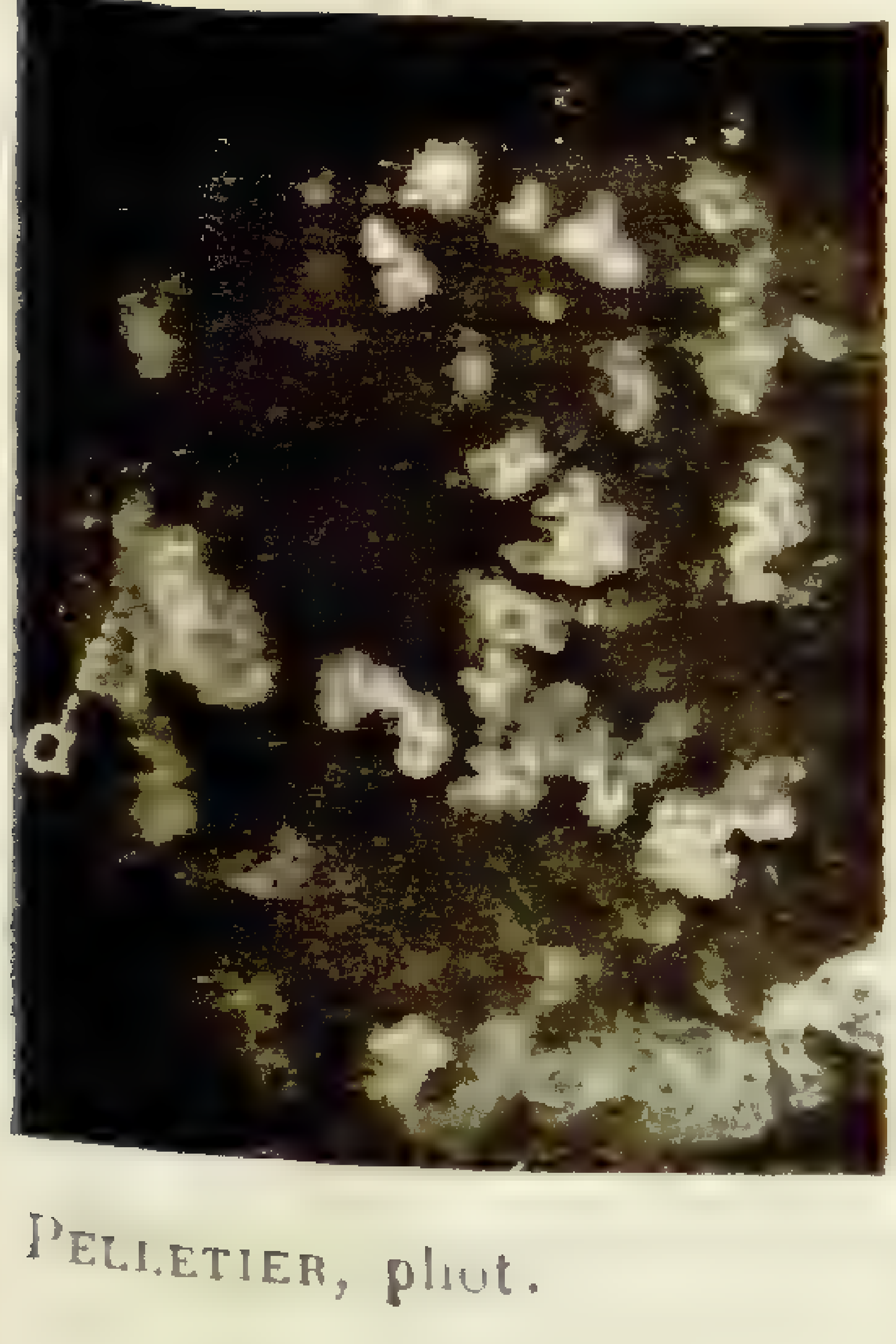


16

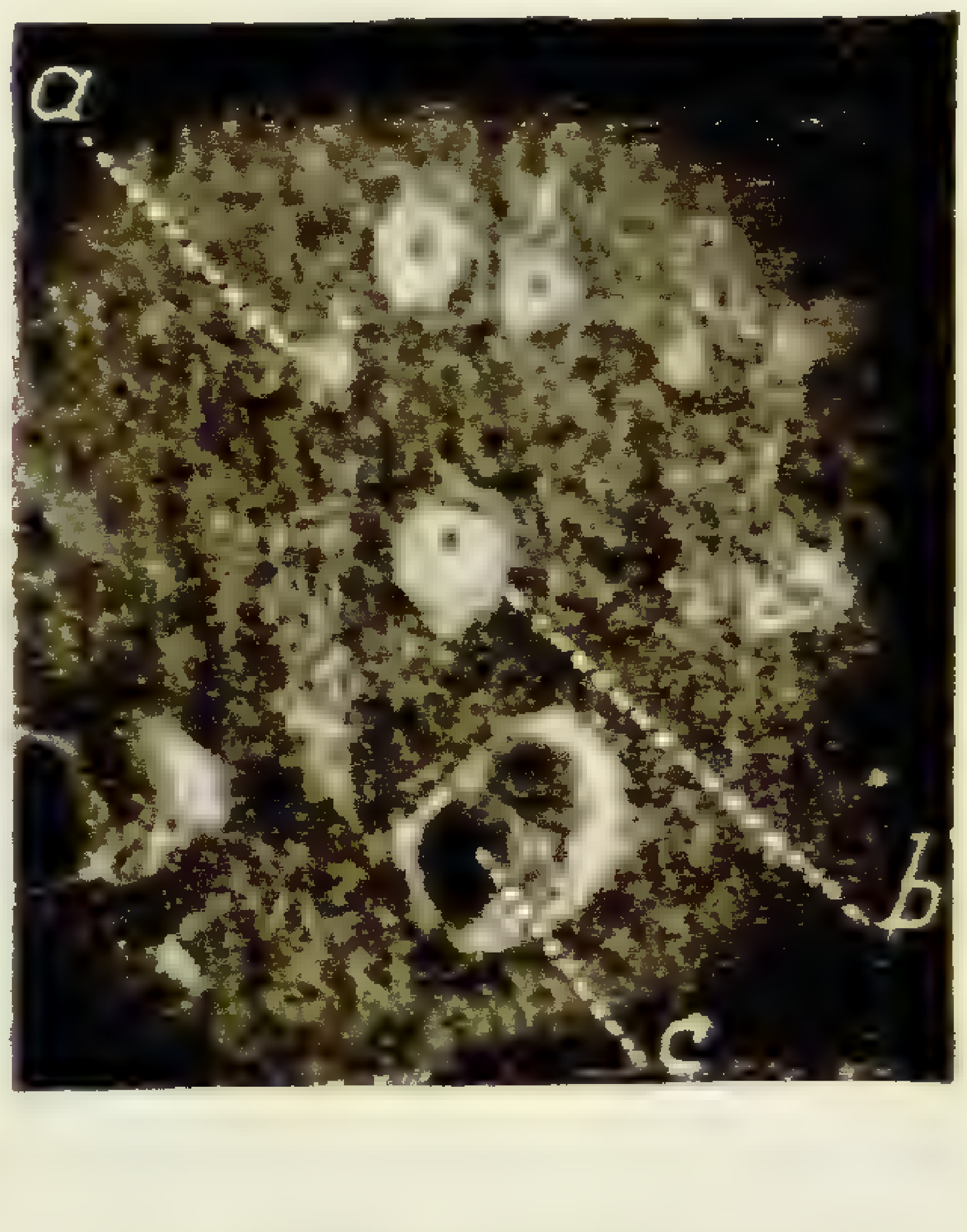


18

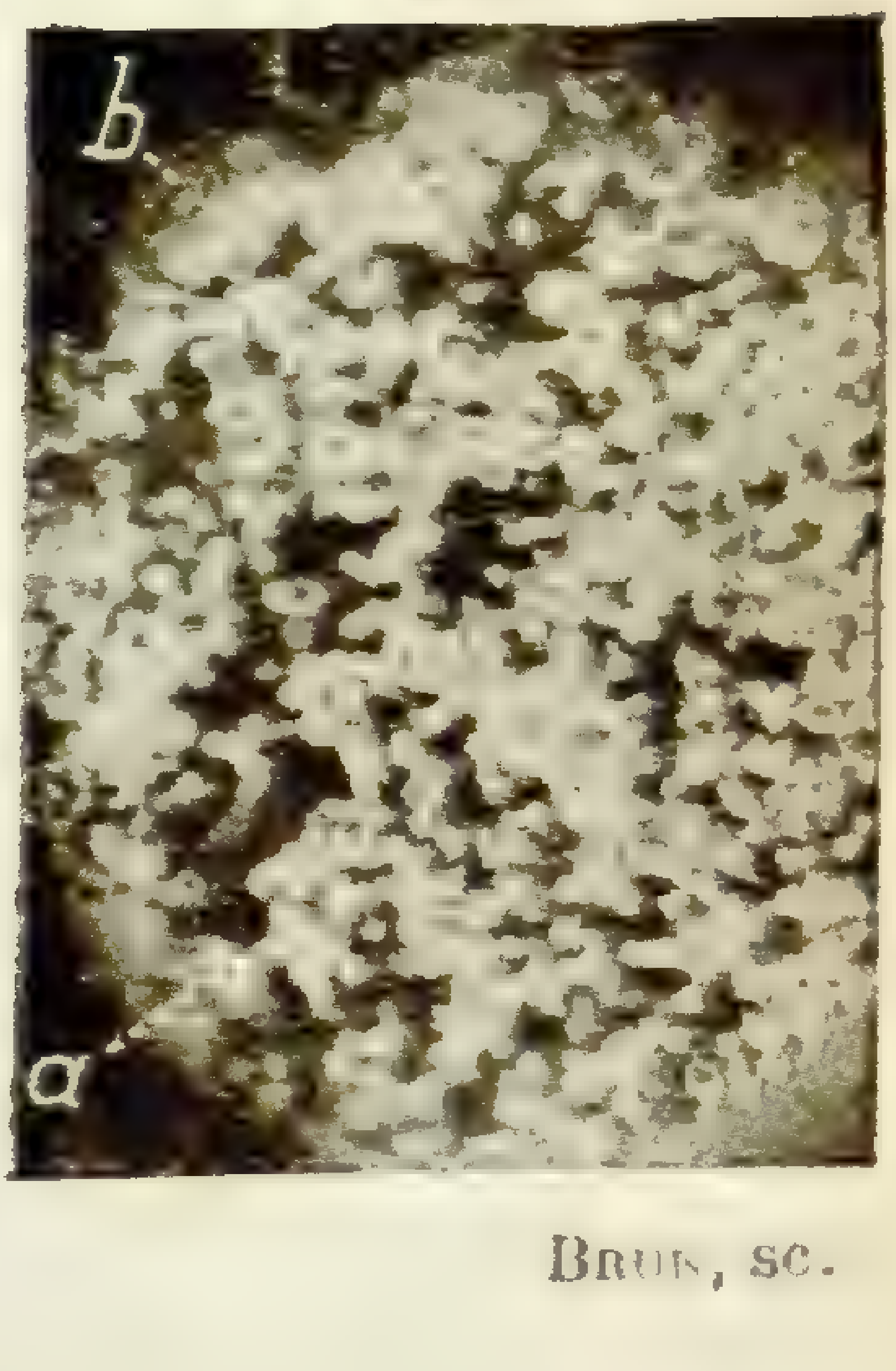
17



20



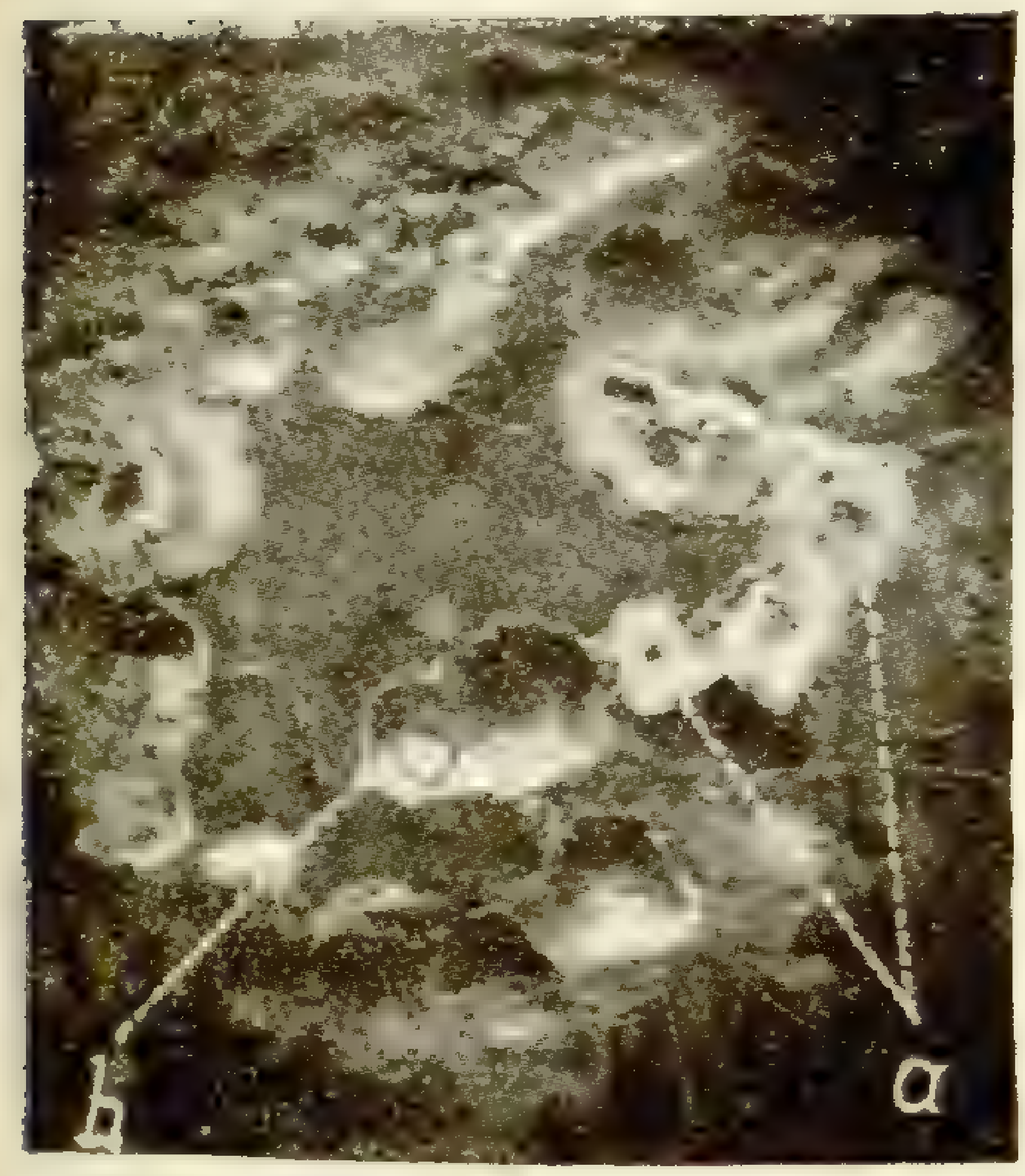
19



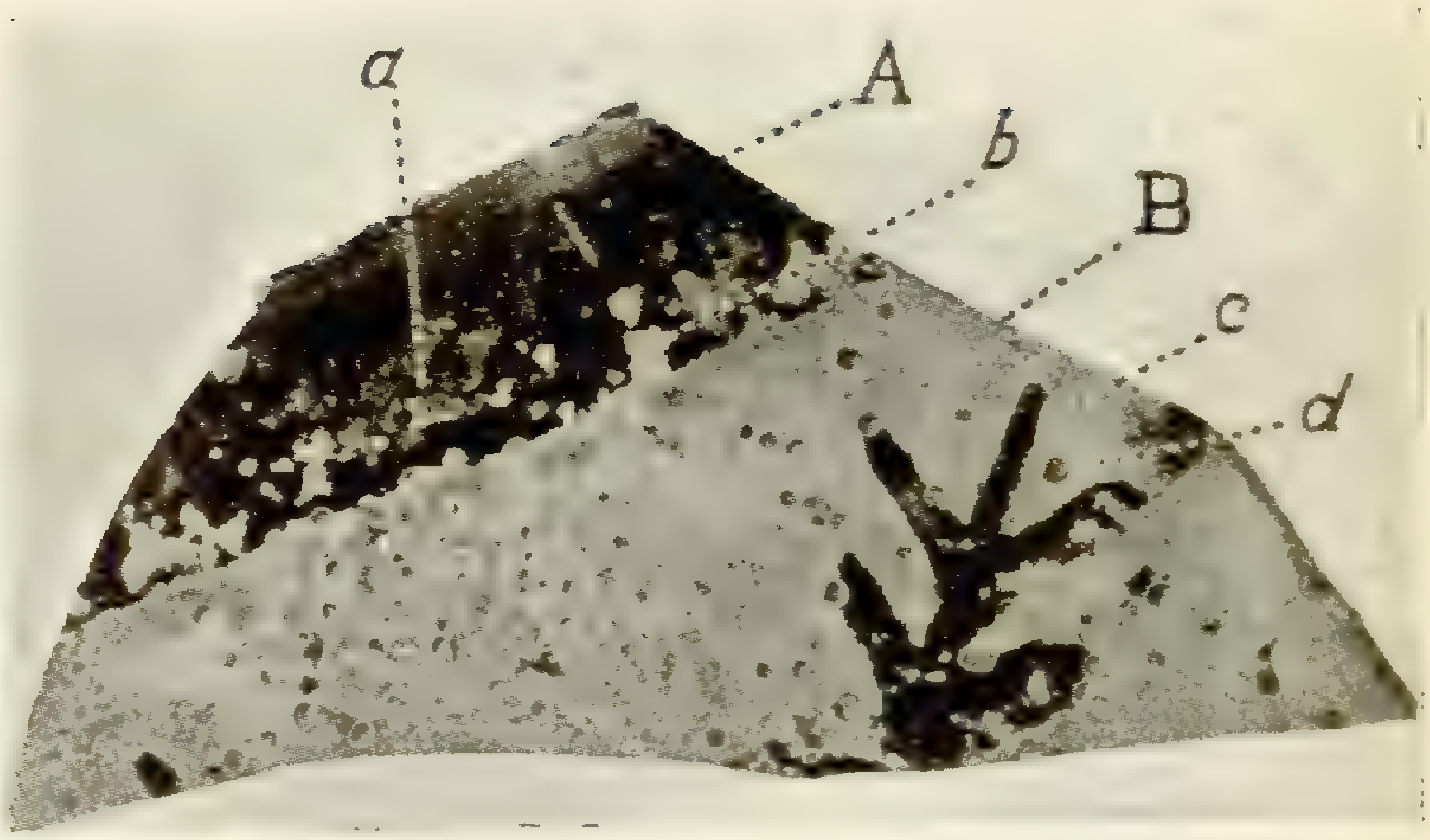
PELLETIER, phot.

BRUN, sc.

Les Lichens vitricoles

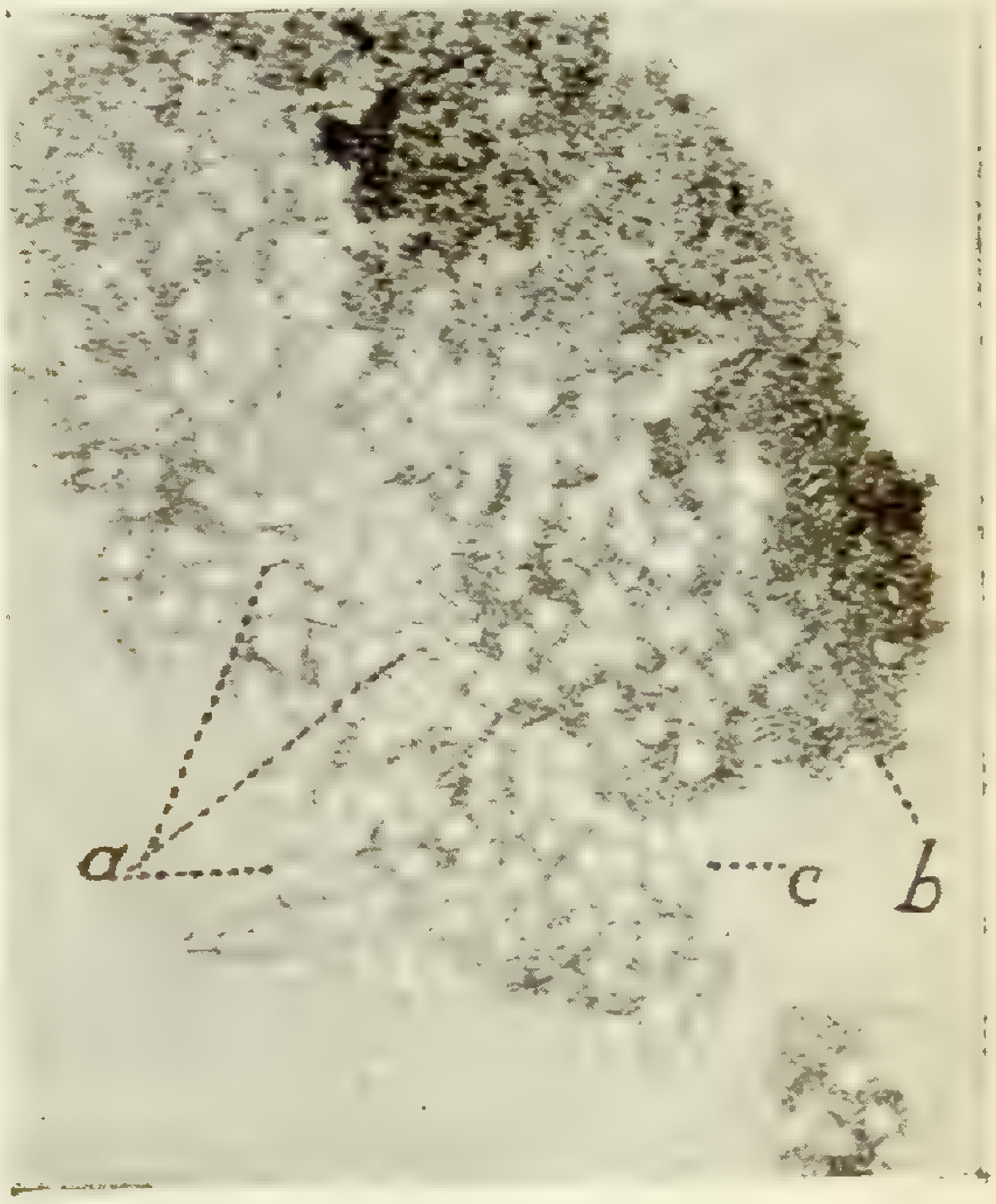


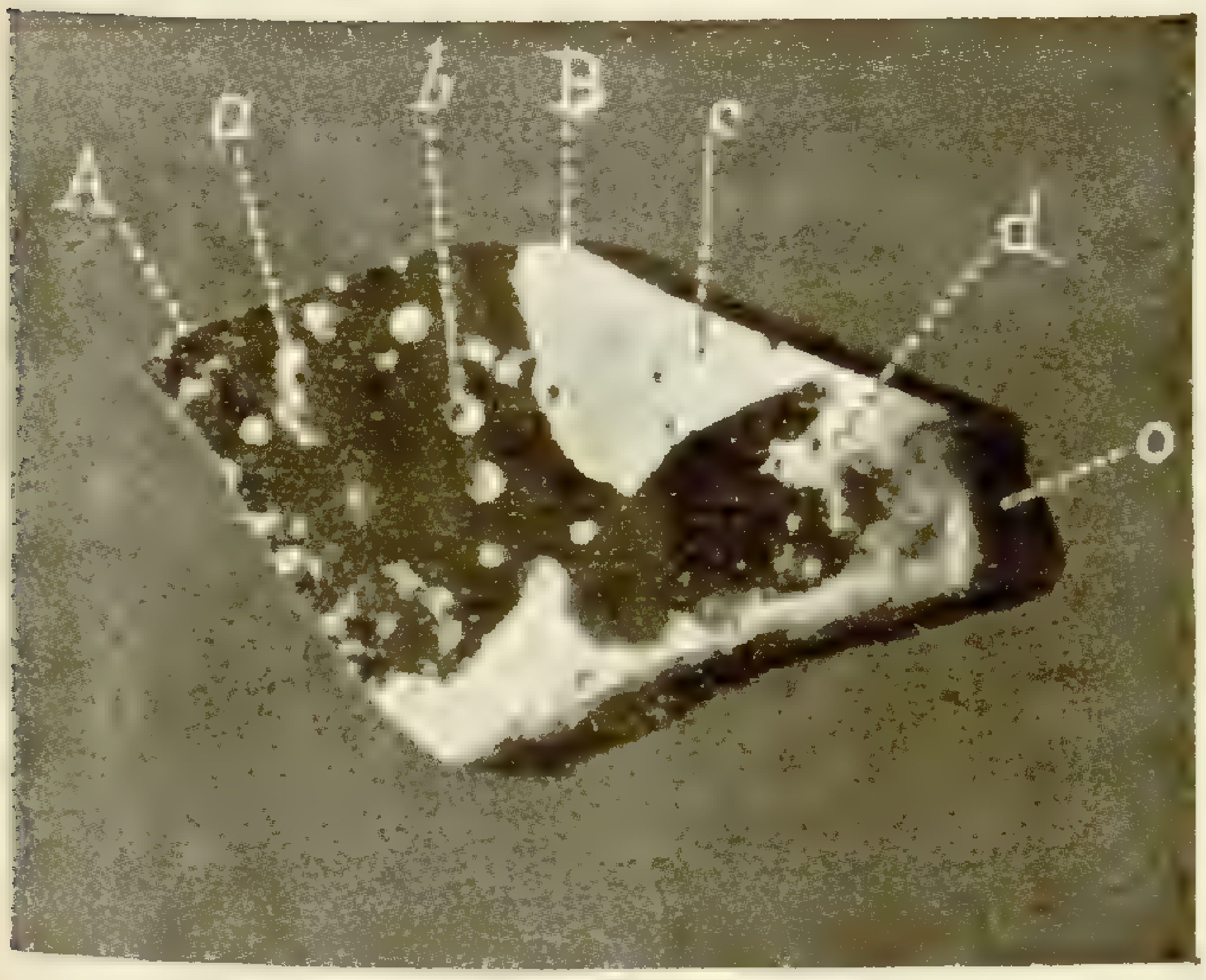
21



22

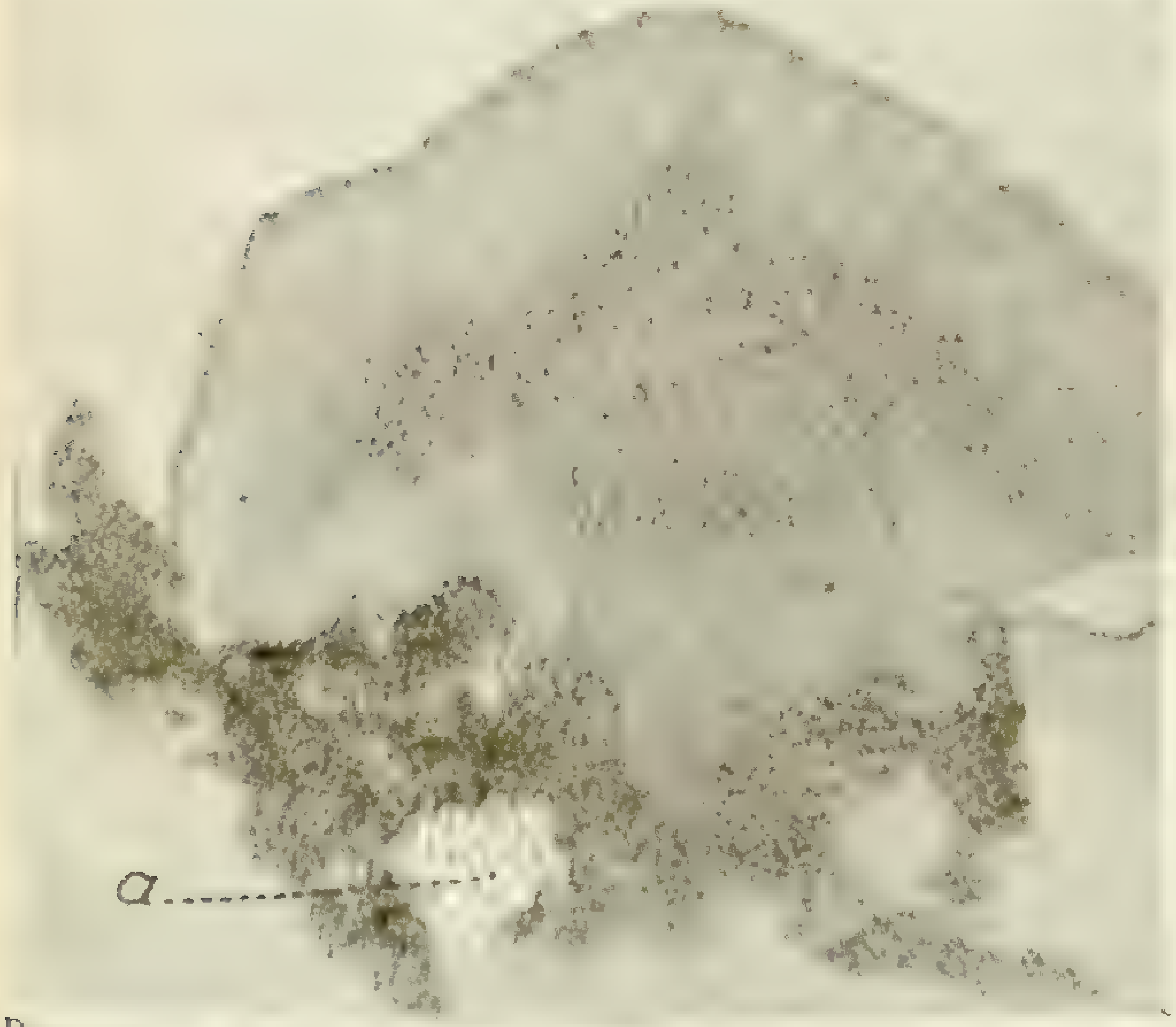
24



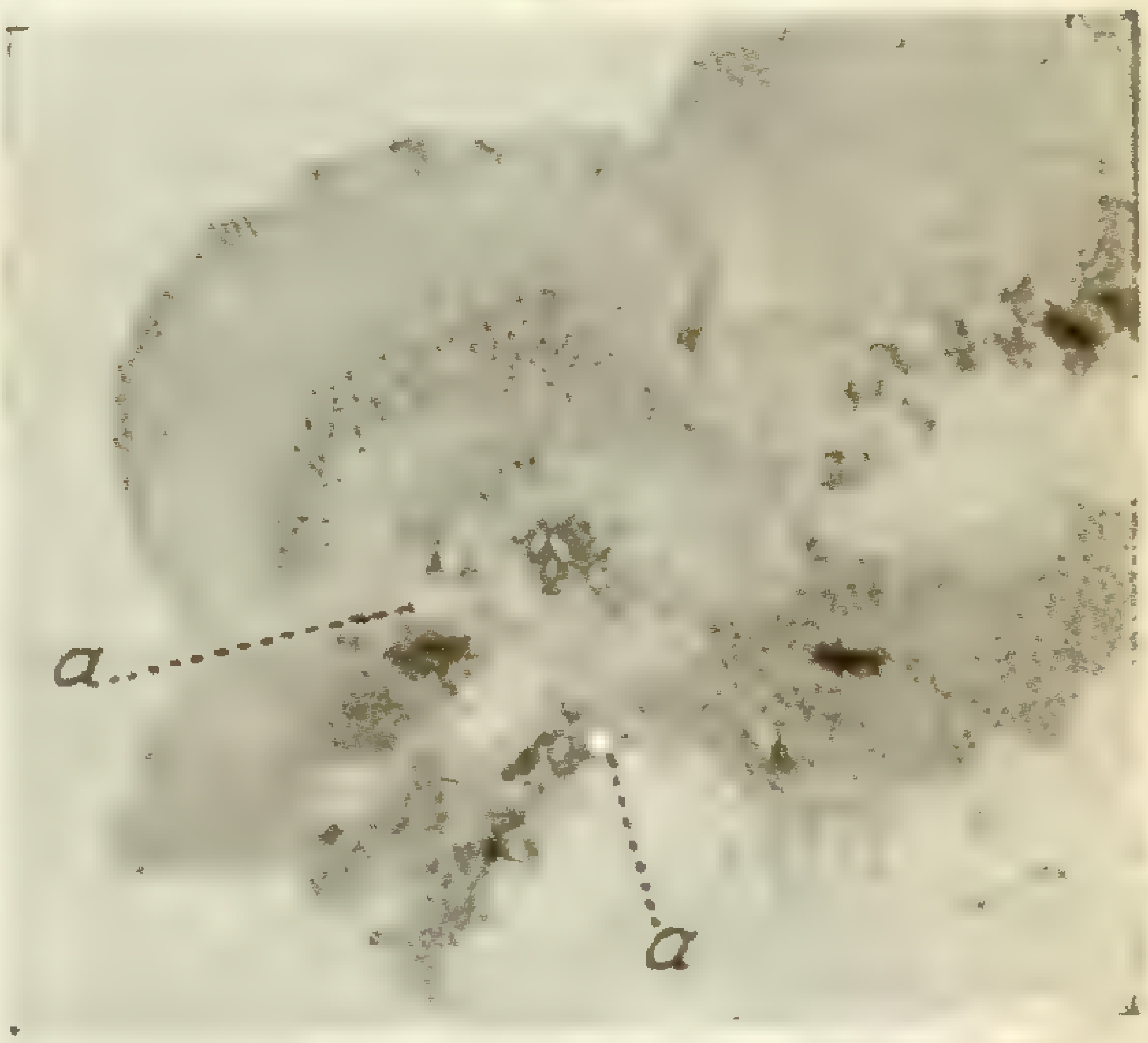


23

26



25



Pelletier, phot. Brun, sc.

Les Lichens vitricoles

LE SPOROPHYTE DES MARCHANTIEES

par M. Robert DOUIN

Dans un travail (1) paru en 1912, j'ai montré la grande diversité de formes que présentent les sporogones des Hépatiques. Toutefois, dans ce mémoire, j'ai à peu près entièrement laissé de côté le groupe des Marchantiées et bien qu'on rencontre dans les auteurs des figures ou descriptions de quelques sporogones comme ceux du *Grimaldia* et du *Lunularia* (2), du *Fegatella* (3 et 4) et du *Marchantia* (5), le sporophyte de ces Hépatiques mérite de faire encore l'objet d'une étude. En effet, les sporogones de certains genres n'ont jusqu'ici guère été étudiés, si ce n'est au point de vue de la capsule et de sa déhiscence ; d'ailleurs, les idées contradictoires émises à ce dernier sujet obligeaient à reprendre la question. Enfin, l'étude de la constitution et du développement des organes protecteurs du sporogone devait aussi être complétée.

I. — LE SPOROGONE

Le sporogone des Marchantiées est complet, c'est-à-dire composé de trois parties : la racine, le pédicelle et la capsule (fig. 1).

---

(1) R. Douin. — Le Sporophyte chez les Hépatiques. (*Revue générale de Bot.* Tome XXIII, p. 403, 1912).

(2) J. Andreas. — Ueber den Bau der Wand und die Oeffnungsweise der Lebermoossporogoniums (*Flora*, Bd., LXXXVI, 1899, pp. 161-213).

(3). F. Cavers. — On the structure and biology of *Fegatella conica*. (*Ann. of Bot.* XVIII, 1904, pp. 87-120).

(4) E. Bolleter. — *Fegatella conica* (L) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie (*Bot. Centralblatt*, Leipzig, Beihefte XVIII, 1905, Abt. I, pp. 327-408).

(5) E. Durand. — The developpment of the sexual organs and sporogonium of *Marchantia polymorpha* (*Bull. Torr. Bot. Club.*, XXXV, 1908, pp. 321-335).

1° La Racine

La racine est nettement en forme de coupe aplatie dans le *Marchantia* (Pl. 12, fig. 1) ; elle est encore en forme de coupe, mais plus globuleuse chez le *Preissia* (Pl. 12, fig. 2) et chez le *Bucegia*.

Chez le *Fegatella*, la racine est conique et allongée (Pl. 12, fig. 4).

Enfin, dans tous les autres genres, elle est plus ou moins nettement sphérique ; dans le *Grimaldia* (Pl. 12, fig. 5), le *Lunularia* et le *Plagiochasma* (Pl. 12, fig. 6), elle est bien individualisée et séparée du pédicelle par un véritable étranglement ; ce caractère est moins accentué dans le genre *Fimbriaria* (Pl. 13, fig. 7) et très atténué chez le *Sauteria* (Pl. 13, fig. 8) et le *Peltolepis*.

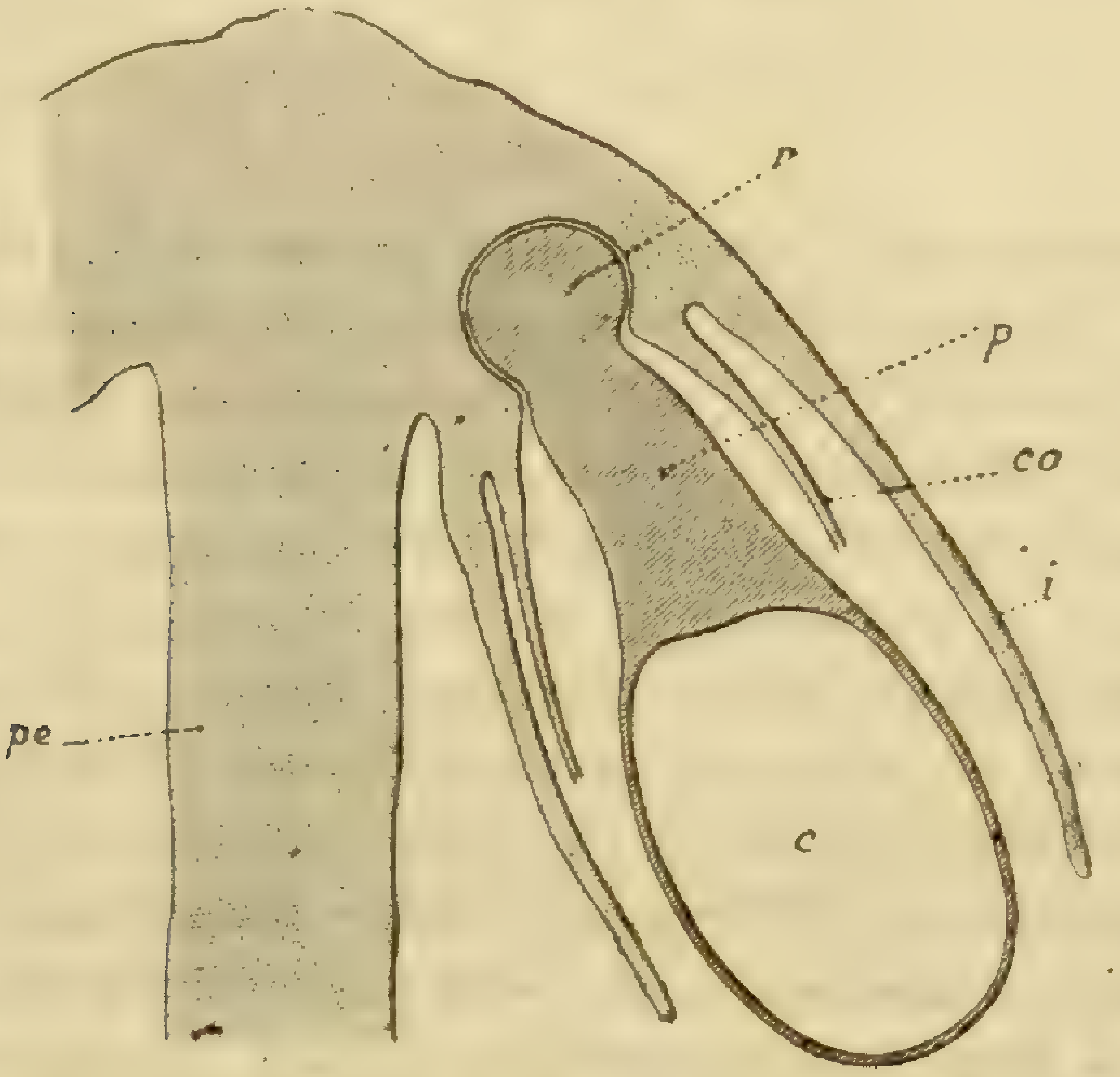


Fig. 1. — Coupe longitudinale dans un capitule du *Lunularia* ; *pe*, pédoncule du chapeau ; *i*, involucre ; *co*, coiffe ; *r*, racine ; *p*, pédicelle ; *c*, capsule. × 25.

La racine du sporogone du *Reboulia* (Pl. 13, fig. 10) et du *Clevea* (Pl. 13, fig. 11) est presque indistincte du pédicelle : elle apparaît comme la base légèrement renflée de ce dernier qui la continue insensiblement.

La racine est toujours formée de grandes cellules, et celles de la périphérie sont remarquables par leur contenu protoplasmique beaucoup plus dense que celui des autres ; elles font un peu saillie et certainement jouent le rôle de suçoirs ; la preuve en est dans le fait que les cellules du gamétophyte, qui se trouvent à leur contact, sont détruites et digérées pour nourrir le sporogone. C'est là un fait très général chez les Hépatiques et qui confirme cette idée que le sporogone vit en parasite sur le gamétophyte.

2° Le pédicelle.

Dans quelques genres, comme le *Grimaldia* (Pl. 12, fig. 5), le *Fimbriaria* (Pl. 13, fig. 7) et le *Reboulia* (Pl. 13, fig. 10), le pédicelle est extrêmement court et réduit aux quelques assises de cellules qui séparent la racine de la capsule.

Dans les autres genres, le pédicelle est assez long mais n'atteint jamais les dimensions de celui de certaines Jungermanniées. Lorsque la racine est en forme de coupe, il s'insère largement au fond de celle-ci (Pl. 12, fig. 1 et 2) ; lorsqu'elle est globuleuse, ou bien il en est séparé par un étranglement plus ou moins prononcé (Pl. 12, fig. 5 et 6 ; Pl. 13, fig. 7 et 8), ou bien il en paraît la continuation (Pl. 13, fig. 9 et 11).

Alors que dans certaines Jungermanniées, la constance du nombre de files de cellules qui forment le pédicelle peut, ainsi que l'a précisément montré Ch. Douin (1), caractériser des genres, il n'en est plus de même dans les Marchantiées. Les pédicelles des capsules de ces dernières sont constitués par des files de cellules en nombre irrégulier : il est facile de le constater sur les coupes longitudinales (Pl. 12, fig. 2, 4 ; Pl. 13, fig. 8, 11) et sur les coupes transversales (Pl. 12, fig. 3 ; Pl. 13, fig. 9).

Dans certains genres, comme le *Marchantia* (Pl. 12, fig. 1), le *Clevea* (Pl. 13, fig. 11), le pédicelle est cylindrique ; dans d'autres, au contraire, comme le *Lunularia*, le *Preissia* (Pl. 12, fig. 2) et le *Sauteria* (Pl. 13, fig. 8), il va en s'élargissant régulièrement depuis son insertion sur la racine jusqu'à la capsule.

Lorsque les sporogones sont encore jeunes, les cellules du pédicelle, qui est alors toujours très court, sont à peu près isodiamétriques. Au moment de la maturité de la capsule, le pédicelle s'accroît par élongation de ses cellules jusqu'à ce que la capsule soit sortie des enveloppes protectrices : la dissémination des spores en est ainsi facilitée.

---

(1) Ch. Douin. — Le pédicelle de la capsule des Hépatiques (*Bull. Soc. Bot. France*, 1908).

D'après M. Lesage (1 et 2), il existerait un certain balancement organique entre le pédicelle de la capsule et le pédoncule du chapeau ♀, le premier s'allongeant d'autant plus que le deuxième reste plus court. J'ai déjà montré l'impossibilité de ce balancement (3) d'après des faits d'observation qu'il serait fastidieux de répéter ici.

3° La Capsule.

La capsule est de forme variable : sphérique dans les *Fimbriaria, Clevea, Reboulia, Sauteria* (pl. 13, fig. 8), *Plagiochasma* ; elle est allongée dans les *Lunularia, Preissia, Marchantia* et *Fegatella*. Celle du *Grimaldia dichotoma* (pl. 12, fig. 5) est tout à fait comparable à une urne fermée par un couvercle, l'opercule.

La capsule renferme des élatères et des spores ; celles-ci ont été décrites par les auteurs qui se sont occupés de la systématique des Marchantiées. Il n'y a pas lieu non plus de revenir ici sur la constitution de la paroi capsulaire qui a été examinée dans la plupart des genres et avec beaucoup de soin par Andreas (loc. cit.).

D'une manière générale, les parois capsulaires à l'encontre de celles de nombreuses Jungermanniées, sont formées d'une seule couche de cellules, sauf au sommet où se trouve l'opercule qui en montre toujours plusieurs (*o*, pl. 12, fig. 5 ; pl. 13, fig. 8) et à la base, vers le point d'attache de la capsule sur le pédicelle (pl. 12, fig. 2, 5 ; pl. 13, fig. 8). Dans la plupart des genres, les parois capsulaires sont pourvues d'épaississements qui présentent les formes les plus diverses : anneaux, demi-anneaux, fers-à-cheval. Les capsules des genres *Fimbriaria, Grimaldia* et *Reboulia* ont leurs parois dépourvues d'épaississements.

---

(1) Lesage — Sur le balancement organique entre le pédicelle du chapeau femelle et le pédicelle du sporogone dans les Marchantiées (*Bull. Soc. sc. et méd. de l'Ouest*), t. XIX, n° 3, 1910).

(2) Lesage. — Balancement organique entre le pédicelle du chapeau femelle et le pédicelle du sporogone dans le *Lunularia vulgaris*. (C. R. Ac. des Sc., t. 160, p. 679).

(3) R. Douin. — Recherches sur les Marchantiées (*Rev. gén. Bot.*, T. XXXII, p. 108).

Nature des épaississements (1). — La nature chimique de la membrane des Hépatiques a déjà fait l'objet de nombreuses recherches de Gjokic (2), de Géneau de Lamarlière (3), de Czapek (4) et de Müller (5). Aucun de ces auteurs ne s'est préoccupé de la nature des épaississements de la capsule. Ils ont toutefois noté d'une manière générale et avec juste raison l'absence de lignine dans les Hépatiques. En effet, la phloroglucine et le sulfate d'aniline ne donnent pas sur ces épaississements les colorations électives rouge et jaune.

J'ai donc cherché à les caractériser microchimiquement, les recherches macrochimiques étant rendues impossibles par la difficulté de rassembler une quantité suffisante de matériel. De nombreux colorants prennent sur ces épaississements ; tels sont le rouge Congo, la fuchsine ammoniacale, le vert de méthyle et le rouge Magenta ; mais toutes ces colorations ne sont nullement électives.

Cependant, j'ai pu, d'autre part, me rendre compte qu'il y avait deux parties à considérer dans ces épaississements :

1° L'épaississement proprement dit qui est de nature cellulosique ;

2° La substance qui imprègne cet épaississement et lui donne sa coloration naturelle brunâtre.

En effet, sous l'action de l'iode et de l'acide sulfurique étendu, ou bien encore sous l'action du chlorure de calcium iodé, les épaississements montrent la coloration bleue caractéristique de la cellulose.

Quant à la substance imprégnant les épaississements, elle se colore en rouge vif par la fuchsine ammoniacale et en rouge orangé par le Soudan III et l'orcanette acétique (Formule de Guignard). Cette substance serait donc voisine de la subérine.

---

(1) Cette partie du travail, ainsi que celle qui suit, et traite de la déhiscence, s'applique d'une manière générale à toutes les Hépatiques.

(2) Gjokic. — Ueber die chemische Beschaffenheit der Zellhäute bei den Moosen (*Oesterr. bot. Zeitschr.*, 1895, S. 330-334).

(3) Géneau de Lamarlière. — Sur la constitution de la membrane cellulaire chez les Muscinées (*Assoc. fr. pour l'av. des Sc.* ; Congrès de Saint-Etienne, 1897, t. II, p. 473).

(4) Czapek. — Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub-und Lebermoosen (*Flora*, 1899, S. 361-381).

(5) Müller. — Die chemische Zusammensetzung der Zellmembranen bei verschiedenen Kryptogamen (*Hoppe Seyler's Zeitschrift für physiologische Chemie*, B. XLV, S. 265-298, 1905).

Ces diverses réactions m'ont donné les mêmes résultats avec les fibres spiralées des élatères et j'ai pu aussi les vérifier sur les épaississements transversaux des dents du péristome de la capsule de quelques Mousses (*Mnium hornum*, *Atrichum undulatum*).

Il me paraît certain qu'on est ici en présence d'une substance spéciale à l'embranchement des Muscinées ; on pourrait lui donner le nom de « *bryophytine* ».

Déhiscence de la capsule. — Cette question a été envisagée par divers auteurs. Leclerc du Sablon (1) n'a étudié que des genres d'Hépatiques dont les parois capsulaires sont pourvues d'épaississements et a assimilé le mécanisme de la déhiscence à celui du retournement des parois des anthères dans les étamines (2) en précisant les différences inhérentes à la constitution des capsules qui sont souvent formées de plusieurs assises de cellules. Il attribue la déhiscence à l'inégalité de contraction des épaississements d'une part, et des parties cellulosiques d'autre part ; et il explique comment le phénomène se produit sous l'action de la sécheresse et n'est que la conséquence d'une propriété physique des tissus de la paroi.

Steinbrick (3), après de nombreuses considérations sur l'étude de la membrane cellulaire en lumière polarisée, qui montrent que cette membrane est un corps anisotrope, déclare sans importance les différences de contraction entre les parties épaissies et non épaissies. Il étudie ensuite très longuement la déhiscence des anthères et y ramène celle de la capsule des deux Hépatiques qu'il a étudiées : le *Pellia epiphylla* et le *Frullania dilatata*. Autant qu'il est possible de dégager quelques faits de l'abondant exposé des recherches de cet auteur, la cause de la déhiscence serait dans l'anisotropie des membranes ; en vertu de celle-ci et par la dessication, les parois capsulaires se recourberaient dans différentes directions. Je n'ai pu comprendre le fonctionnement d'un tel mécanisme ; et, si même on voulait admettre sa possibilité, il faudrait noter qu'il ne peut s'agir là que d'une hypothèse absolument invériable. Il est à remarquer également que Steinbrick fait intervenir la dessication. Comment celle-ci peut-elle agir sur l'anisotropie de la membrane pour amener la déhiscence ? Pourquoi la faire intervenir si l'anisotropie doit provoquer cette déhiscence ? Ce sont là autant de problèmes que l'auteur ne résout pas. Il est regrettable qu'il ait préféré les hypothèses à la simple observation des faits.

---

(1) Leclerc du Sablon. — Recherches sur le développement du sporogone des Hépatiques. (*Ann. des Sc. Nat.*, (1885, p. 183).

(2) Leclerc du Sablon. — Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères (*Ann. des Sc. Nat.*, 7e série, T. 1, 1885).

(3) Steinbrick. — Grundzüge der Oeffnungsmecanik von Blüthenstaub und einigen Sporen behältern (*Botanish Jaarboek, Gent* 1895, p. 334).

Andreas (loc. cit.) admet la possibilité des explications de Steinbrick dans certains cas : mais par contre, il rejette celles de Leclerc du Sablon. D'après Andreas, si les parois cellulaires *externes* non épaissies jouaient le rôle indiqué par Leclerc du Sablon, elles devraient être fortement tendues dans les valves ratatinées alors qu'elles sont toujours affaissées : « *Falls diese Rolle den unverdickten Aussenwänden der Zellen zukommt, meistens ja dieselben bei geschrumpften Klappen straf gespannt erscheinen, in Wirklichkeit sind sie aber stets verbogen und eingefallen...* »

Or, Leclerc du Sablon n'envisage pas la différence de contraction entre les parois externes des cellules d'une part, les parois radiales et internes, muniés d'épaississements, d'autre part, mais bien la différence de contraction entre les parties épaissies et toutes les parties restées cellulosiques, celles des parois radiales et internes également.

En outre, le fait allégué par Andreas n'infirme en rien les résultats de Leclerc du Sablon et il n'est pas étonnant qu'il ait observé des parois cellulaires ratatinées dans des valves de capsules ouvertes et desséchées.

Pour Andreas, le mécanisme de la déhiscence s'explique tout naturellement «... *Wenn man die Cohäsion des schwindenden Füllwassers in Betracht zieht* », c'est-à-dire « si l'on prend en considération la cohésion de la turgescence qui diminue ». Andreas aurait pu donner quelques explications complémentaires, mais il n'en a rien fait. Il faut, je pense, comprendre avec cet auteur que le protoplasme en se retractant lors de la diminution de la turgescence, entraîne avec lui les parois minces des cellules, sans quoi la déhiscence ne pourrait pas se produire. Or, dans la plasmolyse d'un tissu, on ne voit jamais les parois cellulaires, même lorsqu'elles sont très minces, se rapprocher en même temps que le protoplasme se contracte; seule la membrane protoplasmique suit les mouvements du protoplasma. Il en est de même, à plus forte raison, pour des parois cellulaires présentant des épaississements.

De plus, ce « mécanisme de cohésion », s'il existait, serait nécessairement lié à la vitalité des cellules. Alors, comment les mouvements des parois capsulaires peuvent-ils encore se produire après la mort des cellules qui constituent ces parois ? Il suffit en effet d'humecter légèrement une capsule désséchée dont les valves sont recroquevillées pour voir celles-ci reprendre leur position primitive, puis se recourber de nouveau vers l'extérieur. La déhiscence est donc bien, comme l'affirme Leclerc du Sablon « simplement une conséquence d'une propriété physique de la membrane cellulaire. »

Andreas déclare ensuite dans l'étude de son premier type de déhiscence, le type *Jungermannia*, que, s'il se produit par dessication une diminution de la turgescence, les parois externes non épaissies se rétractent vers l'intérieur des cellules et que le mouvement qu'elles exécutent détermine une courbure des parois internes; comme ce recourbement de chaque cellule amène un raccourcissement de la face externe des valves, du même coup celles-ci doivent se retourner vers l'extérieur.

Mais qu'est-ce donc que cette explication du mouvement des valves capsulaires, sinon l'explication de Leclerc du Sablon elle-même ? La seule cause du mouvement diffère, et nous avons vu ce qu'il fallait en penser.

Cependant, Andreas a fort bien remarqué que dans les Marchantiées toutes les capsules étaient operculées et il a distingué avec exactitude deux types de déhiscence : le type *Fegatella* et le type des *Operculatées*.

Au premier type qu'il faut appeler d'une manière plus générale : type à *déhiscence operculo-valvaire*, les explications de Leclerc du Sablon s'appliquent intégralement, car le petit opercule, qui est formé de plusieurs couches de cellules renforcées de nombreux épaississements annelés, a un rôle sinon passif, du moins très restreint ; lorsque la capsule mûre se désséche, il diminue de surface ce qui facilite sa séparation des valves.

L'explication d'Andreas concernant la déhiscence des capsules des Operculatées est, à mon avis, insuffisante. Pour cet auteur, l'opercule jouerait un rôle important dans la déhiscence. Andreas indique en effet que les parois radiales des cellules du tiers supérieur de la capsule sont épaissies alors que les parois internes et externes ne le sont pas et que par la dessication ces parois se rétractent vers l'intérieur de la cellule et amènent un rapprochement des parois radiales ; cette contraction occasionnerait la séparation de l'opercule et de la partie inférieure de la capsule.

Or, comme j'ai pu le constater, les cellules de l'opercule sont à peu près isodiamétrales et leurs parois se rétractent si peu lors de la déhiscence (il est facile de s'en rendre compte, en examinant un opercule immédiatement après sa chute) qu'il est impossible d'accorder à l'opercule un rôle vraiment actif.

Le rôle essentiel dans la déhiscence de ces capsules est joué non par l'opercule, mais par l'urne, c'est-à-dire la partie inférieure et aussi par la masse des spores et des élatères. A la maturité, les cellules de l'urne sont très allongées et leurs parois radiales sont très courtes et légèrement épaissies, ce qui les rend résistantes. Par la dessication, les parois longitudinales se contractent et se plissent : de ce fait, il se produit un raccourcissement général de toute l'urne. D'autre part, la masse des élatères et des spores fortement épaissies se contracte très peu et l'opercule se trouve ainsi détaché sous la pression du contenu capsulaire.

Le principe général de Leclerc du Sablon de l'inégalité de contraction des parties minces et cellulosiques d'une part et des parties épaissies d'autre part, trouve encore ici, bien que d'une manière différente, son application.

II. LES ENVELOPPES PROTECTRICES DU SPOROGONE

Ces enveloppes sont au nombre de trois : la *coiffe*, le *périanthe*, qui n'existe que dans quelques genres, et l'*involucre*.

1° La Coiffe.

Alors que dans certaines Jungermanniées comme les *Trichocolea*, *Aneura*, *Metzgeria*, la coiffe est accrescente et devient charnue et que dans les Ricciées, elle enveloppe à maturité les spores, celles-ci ayant au cours de leur développement digéré la paroi capsulaire, dans les Marchantiées, elle s'accroît en général très peu et n'est constituée de plusieurs couches de cellules qu'à sa base seulement. Elle vient former comme un bourrelet en avant de la racine du sporogone, ce qui empêche celui-ci d'être facilement arraché (Pl. 12, fig. 2 et 5).

Dans les genres *Preissia* (Pl. 12, fig. 2) et *Marchantia* (j'ai déjà signalé le fait antérieurement pour ce dernier genre), la coiffe est nettement pédicellée comme dans certaines Jungermanniées dont il y avait fait la tribu des Jubuloïdées.

Voici donc encore un nouveau caractère commun à ces deux genres que j'ai réunis dans le groupe des « *Radiatæ* » de la nouvelle classification des Marchantiées (1).

Chez le *Fegatella*, la coiffe est également pédicellée, fait déjà observé par Margaret Graham et par Bolleter, mais ces auteurs n'y ont pas attaché l'importance qu'il convient; dans le *Reboulia* (Pl. 13, fig. 10), la coiffe est nettement accrescente dans sa partie inférieure qui entoure le court pédicelle non différencié d'avec la racine du sporogone.

2° L'Involucre

L'involucre est le véritable organe protecteur du sporogone des Marchantiées; on le rencontre en effet dans tous les genres où il offre des différences importantes dans sa constitution et son mode de développement, différences que j'ai déjà esquissées en les utilisant pour créer une classification naturelle des Marchantiées (*loc. cit.*).

J'ai réuni sous le nom d'*Involucrées* (Inv. sillonnées et Inv. non sillonnées) les Marchantiées dont le capitule n'est formé que par la réunion des involucres qui sont d'un type relativement simple.

Le plus simple de tous est celui du *Lunularia* qui est plus ou moins cylindrique (voyez fig. 1, 8 pages plus haut) et formé d'un tissu compact de plusieurs assises de cellules. Le capitule comporte, comme l'on sait, quatre de ces involucres rattachés par leur base. Il est facile de se rendre compte, par l'étude des capitules à différents états de développement du mode de formation de ces involucres. Si l'on veut bien se reporter à la planche 21 du tome 33 de la *Revue Générale de Botanique*, on peut voir sur la photographie III une coupe longitudinale d'un jeune capitude. A ce stade, les archégones terminaux ne sont abrités que par l'ensemble des écailles protectrices du capitule qui cessera de s'accroître à moins que les archégones ne viennent à être fécondés. Dans ce cas, un sporogone (parfois 2) se développe au milieu des autres archégones restés stériles, et l'on voit alors, en dehors de ces archégones, l'involucre prendre naissance comme un bourrelet qui s'allonge par une *multiplication des cellules de sa base*, à mesure que le sporogone se développe.

---

(1) R. Douin : *loc. cit.* p. 199 du tome 33 de la *Revue générale de Botanique*.

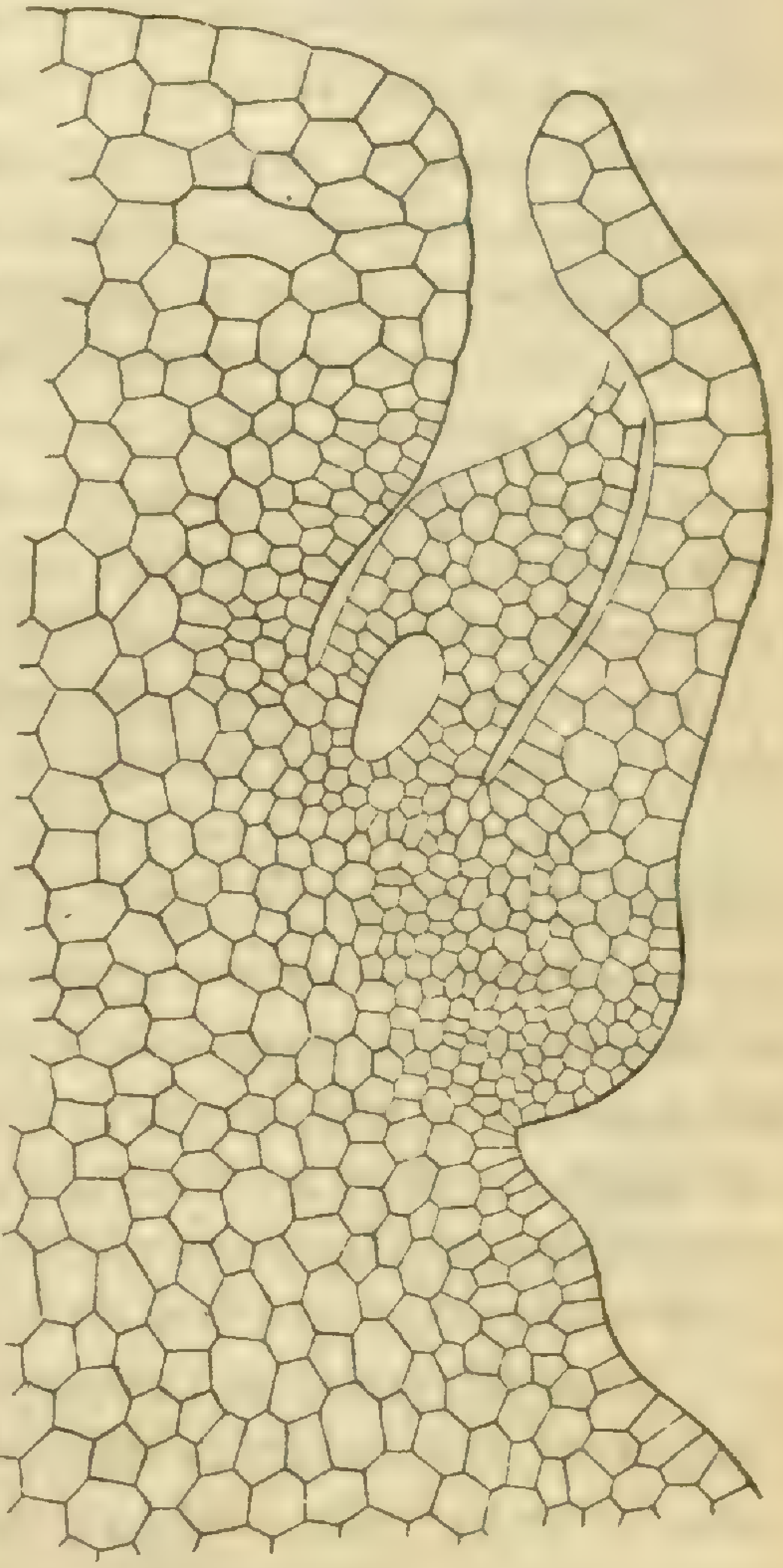


Fig. 2. — Coupe longitudinale dans un jeune capitule du *Clevea Rousseliana* montrant la croissance basilaire de l'involucre × 115.

Le *Clevea*, les *Sauteria* et *Peltolepis* ont des involucres à développement identique. La fig. 2 qui représente une partie d'une coupe longitudinale dans un jeune capitule de *Clevea* montre d'une manière indiscutable que l'accroissement de ces involucres est basilaire. Les cellules en voie de multiplication se trouvent en effet à la base alors que dans les parties terminales, les cellules sont grandes et ont cessé depuis longtemps de se diviser.

Il y a lieu cependant de signaler quelques différences morphologiques entre les involucres de ces genres, lesquels ne sont plus formés uniquement de tissu compact comme dans le *Lunularia*, mais caverneux dans leurs parties externes, sans chambres aérifères, tissu assimilateur et stomates. K. Müller (1) a signalé des stomates non épaissis dans le capitule du *Clevea*. Je n'ai pu, dans l'examen de nombreuses coupes, vérifier l'exactitude de cette assertion. Les involucres du *Clevea hyalina* sont sillonnés sous l'action de la sécheresse lorsqu'ils sont bien développés : dans les

---

(1) K. Müller. — Die Lebermoose in Rabenhorst's Kryptogamen Flora.

Sauteria et *Peltolepis*, ils sont comme carénés et offrent une section transversale quadrangulaire.

Dans le genre *Plagiochasma* dont j'ai fait le type des *Subinvolucrées*, le développement des involucres, malgré des différences externes de forme, se rapporte encore à celui des involucres des genres précédents, mais la partie non involucrale du capitule est plus importante que dans les capitules de ces derniers et présente des chambres aérifères et des stomates.

Les *Lobées* renferment les Marchantiées dont le capitule, plus différencié que ceux que nous venons d'étudier, montre généralement à sa périphérie des lobes et possède sur toute sa surface externe des chambres aérifères et des stomates. A maturité, les sporogones, en nombre variable, sont enveloppés chacun par un involucre. La région externe de cet involucre est formée par la partie correspondante du capitule qui continue à s'accroître par son extrémité en repoussant en dessous les archégones. En se reportant à la photographie II de la planche 22 (Tome 33 de la *Rev. gén. de Bot.*) qui représente une coupe longitudinale d'un capitule du *Reboulia* en voie de développement, il est facile de constater cette *croissance terminale*. On peut voir en effet sur la partie gauche de la photographie un archégone protégé par un repli du bord du capitule qui s'allonge en donnant des chambres aérifères dont les plus jeunes se trouvent naturellement au voisinage de l'extrémité.

La région interne de l'involucre est mince et formée seulement d'un petit nombre de couches de cellules (Pl. 12; fig. 5, et fig. 3 dans le texte); elle s'allonge solidairement avec le capitule pour envelopper le sporogone. Ces involucres sont soudés latéralement par leur base et toujours ouverts à leur extrémité.

On a ainsi dans les Marchantiées une complication croissante dans la constitution des involucres depuis l'involucre simple du *Lunularia* jusqu'à celui du *Reboulia* qui possède des chambres aérifères et des stomates en passant par ceux des *Clevea* et *Plagiochasma*, lacuneux dans leurs parties externes.

Dans le *Preissia* que j'ai groupé avec le *Marchantia* sous la dénomination de *Rayonnées*, l'involucre présente la constitution de celui du *Reboulia*, mais chaque capitule renferme seulement quatre involucres contenant chacun plusieurs sporogones. En outre, ces involucres ne sont plus soudés latéralement mais sont séparés par les quatre rayons à l'intérieur desquels se développent les poils absorbants qui servent à la nutrition du capitule.

Les involucres du *Marchantia* sont identiques à ceux du *Reboulia* et du *Preissia*, toutefois ces involucres sont normalement plus nombreux par capitule.

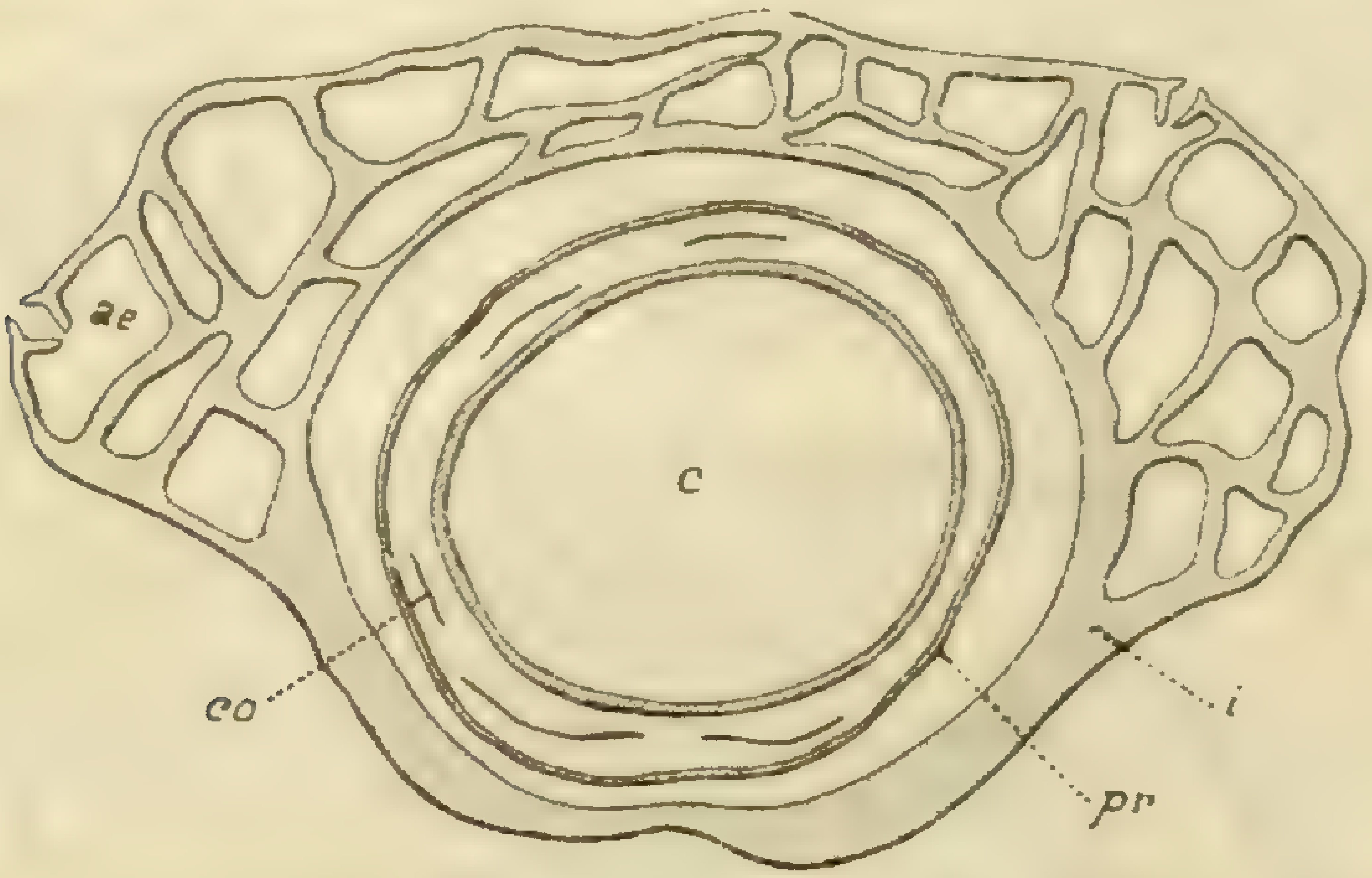


Fig. 3. — Coupe transversale dans un involucre du *Fimbriaria Lindenbergiana* : *i*, involucre ; *ae*, chambre aérifère ; *pr*, périanthe ; *co*, coiffe ; *c*, capsule. × 26.

Il est intéressant de constater que le développement de l'involucre, lié dans les *Involucrées* à la fécondation, en est indépendant dans les *Rayonnées*. Cette contradiction n'est d'ailleurs qu'apparente si l'on veut bien considérer le but de la plante qui est la conservation de l'espèce. Ainsi dans le *Lunularia*, le chapeau femelle ne se développe pas s'il n'y a pas eu fécondation, comme le fait est vérifiable dans les stations où le pied mâle est absent. Or, ce chapeau est, comme nous l'avons vu, formé par les involucres ; la protection des archégones est largement assurée par toutes les écailles qui enveloppent le capitule naissant.

Dans le *Marchantia*, au contraire, le capitule, protégé au début par des écailles, grossit, allonge son pédoncule et développe ses rayons alors que les archégones sont encore très jeunes et seraient à nu sans la formation de l'involucre qui existe même dans les localités où manque le *Marchantia* mâle.

3° Le Périanthe.

On ne rencontre de périanthe que dans quelques genres (*Fimbriaria*, *Preissia*, *Bucegia*, *Marchantia*). Le périanthe se présente toujours comme une enveloppe formée d'une seule couche de cellules entourant le sporogone : comme dans les Jungermanniées acrogynes, il se développe postérieurement à la fécondation.

Dans le genre *Fimbriaria* dont le périanthe est caractéristique, celui-ci dépasse longuement l'involucre (Fig. 4). A un état suffisamment jeune, alors que le sporogone n'a pas encore atteint son complet développement, il présente des plis longitudinaux ; du fait de ces plis, il a une forme à peu près conique et se trouve être presque fermé à son extrémité. Le sporogone, en grossissant, le déchire suivant les plis et on voit alors comme des lanières qui entourent la capsule.

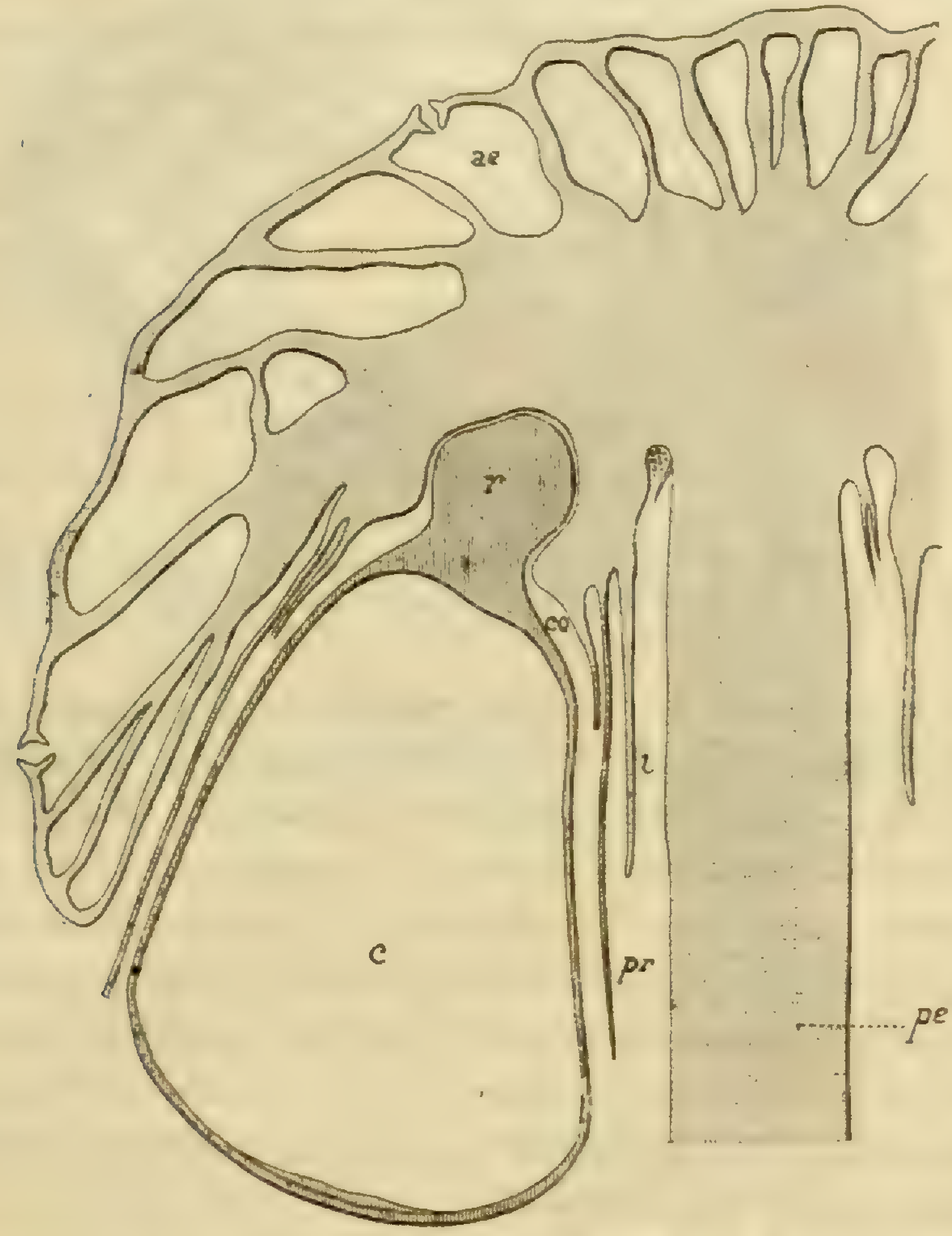


Fig. 4. — Coupe longitudinale dans un capitule du *Fimbriaria Lindenbergiana*. *pe*, pédoncule du chapeau ; *inv*, involucre ; *ae*, chambre aérifère ; *pr*, périanthe ; *co*, coiffe ; *c*, capsule × 26.

Dans le *Marchantia*, les sporogones sont entourés chacun d'un mince périanthe finalement plissé ; mais ces périanthes ne sont pas apparents comme dans le *Fimbriaria* : ils sont complètement cachés par l'involucre.

En résumé, on observe dans les Marchantiées une aussi grande diversité de formes de sporogone que dans les Jungermanniées, et les différences morphologiques entre les enveloppes protectrices sont très importantes pour la classification de ces Hépatiques.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 12

1. — Coupe longitudinale montrant la racine et la base du pédicelle du *Marchantia polymorpha* L. ; on voit que ce dernier est formé de files de cellules régulières × 140.

2. — Coupe longitudinale dans un capitule de *Preissia commutata* Nees, passant par un sporogone : *r*. racine ; *p*. pédicelle ; *c*. base de la capsule ; *co*. coiffe pédicellée ; *inv*. partie de l'involucre à constitution de thalle et montrant les chambres aérifères, *ae* ; *inv'*. partie de l'involucre n'offrant pas cette constitution. × 44

3. — Coupe transversale dans le pédicelle de la capsule du *Preissia commutata* × 68.

4. — Racine et base du pédicelle d'un sporogone du *Fegatella conica* Corda. × 53.

5. — Coupe longitudinale dans un capitule du *Grimaldia dichotoma* Raddi, montrant l'involucre *inv* et *inv'*, avec chambres aérifères et stomates dans la partie *inv*. ; la coiffe *co* ; la racine *r* et la capsule *c* ; le pédicelle est réduit à l'étranglement séparant la racine de la capsule. × 44.

6. — Base de la capsule pédicelle et racine du sporogone du *Plagiochasma rupestre* (Forster) Stephani, coupé longitudinalement. × 68.

PLANCHE 13

7. — Racine pédicelle et base de la capsule du *Fimbriaria Lindenbergiana* Corda, en coupe longitudinale. × 68.

8. — Coupe longitudinale dans un capitule du *Sauteria alpina* Nees : *inv*, involucre caverneux dans sa partie externe ; *pa*, poils absorbants servant à l'humectation du capitule ; *co*, coiffe ; *r*, racine ; *p*, pédicelle ; *c*, capsule, *o*, opercule. × 44.

9. — Coupe transversale dans le pédicelle d'un sporogone du *Sauteria alpina* Nees. × 53.

10. — Coupe longitudinale dans un sporogone du *Reboulia hemisphærica* (L.) Raddi, montrant la coiffe *co*, la racine *r*, et la partie inférieure de la capsule c. × 68.

11. — Coupe longitudinale dans le sporogone du *Clevea hyalina* Somm. : *r* racine ; *p*, pédicelle ; *c*, partie inférieure de la capsule ; *co*, coiffe. × 68.

LES LICHENS VITRICOLES

ET LA

DÉTÉRIORATION DES VITRAUX D'EGLISE

par **Miss Ethel MELLOR**

(suite et fin)

Etude du verre altéré. — Pour examiner le verre opaque au microscope, j'en ai fait des préparations en employant ordinairement du lacto-phénol. Puis, j'ai brisé le verre dans la préparation par une légère pression sur la lamelle ; j'ai constaté alors de nombreux fragments plus ou moins transparents selon leur épaisseur.

Ces fragments à surface irrégulière sont variables comme volume et comme contour ; on y remarque des fentes et des stries. Ces dernières paraissent exister à la surface du fragment ; elles sont souvent en relief et figurent tantôt des disques empilés, tantôt des stries semblables à celles que le flot de la mer fait sur le sable. Par suite encore de la pression, ces fragments se brisent le long des stries, d'où résultent des plaquettes souvent superposées les unes aux autres, parfois simples (fig. 1).

J'ai également fait des préparations de ces fragments de verre en employant des liquides colorants, tels que l'hématoxyline, le chloriodure de zinc et le carmin. Chacun de ces liquides était toujours retenu dans les fragments de verre et dans les plaques superposées ; cette rétention est due à la capillarité.

Les préparations de verre squameux démontrent que ce verre est composé tout simplement de petites plaques superposées, de largeur et de contour variés ; elles sont parfois striées (fig. 2).

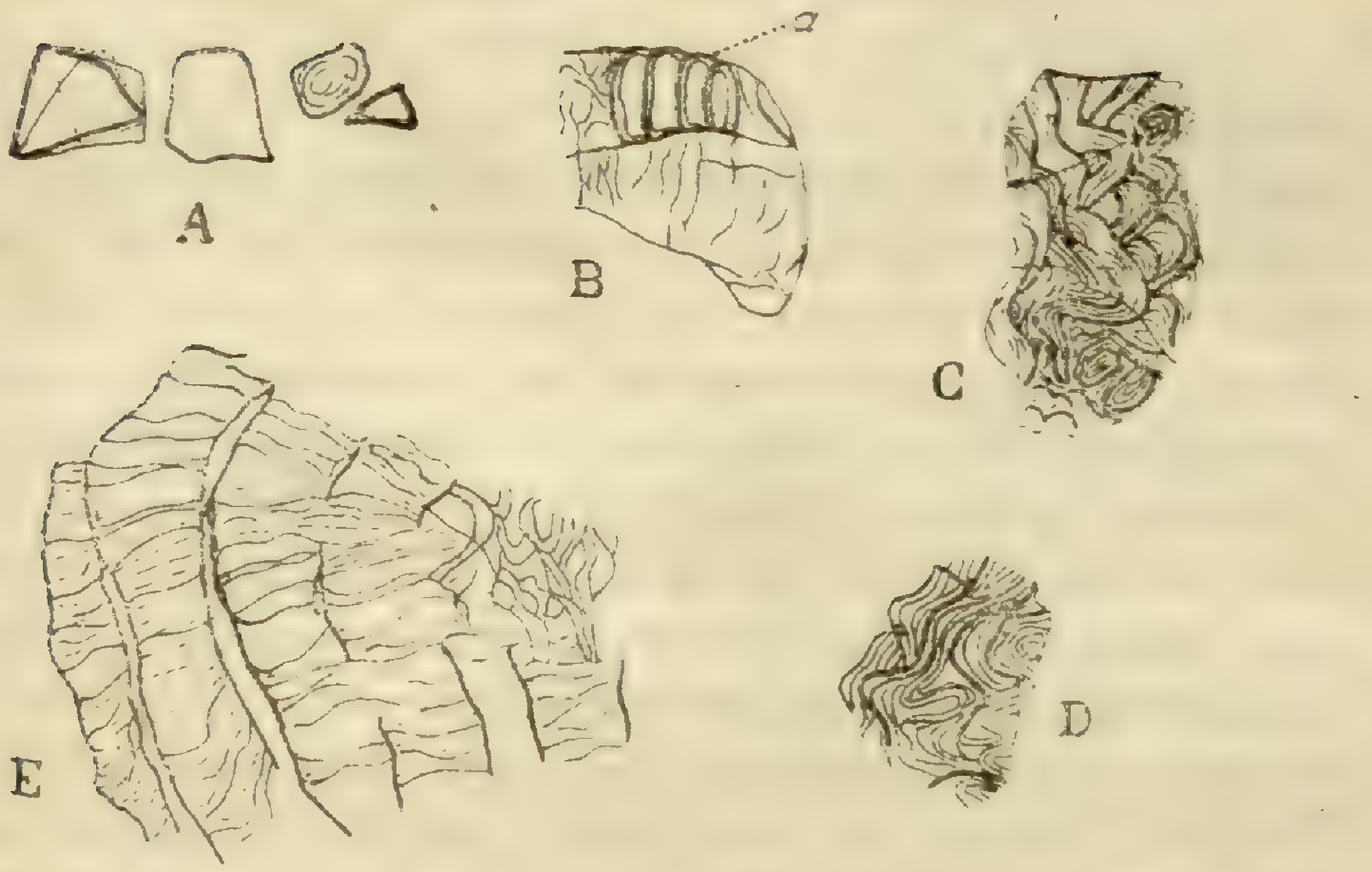


Fig. 1. — *Verre opaque* (éch. 73). Gross. 330 diam : A, plaques superposées et plaques simples. B, fragment strié : *a*, des stries ressemblant à des disques empilés. C, D, fragments striés ; stries ressemblant à celles que le flot de la mer fait sur le sable. E, fragment fendu et strié.

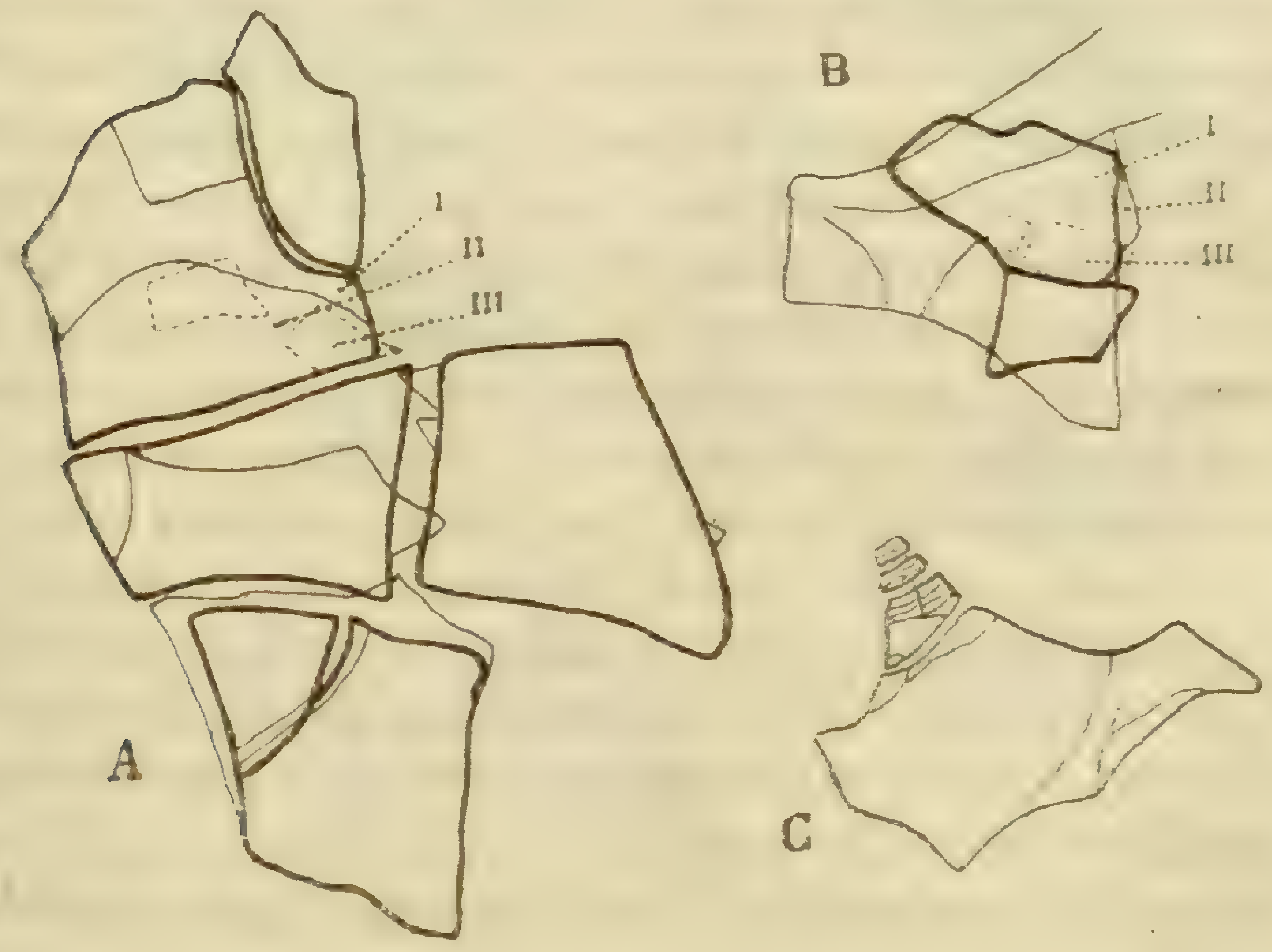


Fig. 2. — *Verre squameux* (éch. 59). Gross. 330 diam : A, B, plaques superposées au nombre de trois (I, II, III). C, plaques striées.

L'action chimique sur le verre. — Moissan a démontré que la surface du verre a une forte affinité pour l'humidité (1), et selon des recherches récentes de Germann (2), la surface de la verrerie du laboratoire, dans une atmosphère humide, est altérée chimiquement. Les silicates du verre sont plus ou moins hydrolysés, avec formation d'acide silicique, d'hydrate de calcium et de sodium. Les bases, absorbant l'acide carbonique de l'air, produisent des carbonates acides de calcium et de sodium qui sont éliminés par le lavage.

Lorsque des lichens croissent sur un vitrail d'église, l'action chimique est accélérée car l'eau de pluie et la vapeur d'eau condensée y sont retenues par capillarité, et chargées davantage d'acide carbonique à raison de celui qui est dégagé par suite de la respiration des lichens. Cette augmentation de l'action chimique est rendue évidente par le fait que le verre attaqué par des lichens devient soit opaque, soit squameux et irisé. On remarque ce changement sur toute l'étendue du point où était fixé un thalle crustacé (phot. 17, pl. 7) ; la place d'un lobe de thalle foliacé est moins opaque que celle de ses rhizines (phot. 16, pl. 7).

L'action mécanique sur le verre. — Dès le début de mes recherches, j'ai fait des coupes d'un thalle du *Pertusaria leucosora* fixé sur la surface d'un fragment de vitrail. Ces coupes avaient une épaisseur de $0^{mm},6$ à $0^{mm},8$; leur moitié profonde était la médulle à hyphes. Dans cette portion profonde et dans la couche gonidiale même, j'ai tout de suite remarqué de nombreuses inclusions transparentes, en majeure partie planes et de contour varié, mais parfois striées et ressemblant à des disques empilés (phot. 24, pl. 8). Ces inclusions n'étaient pas des cristaux et elles semblaient se colorer avec n'importe quel liquide colorant, à l'exception de l'iode. J'ai obtenu ces inclusions, à l'état libre, par l'action de l'acide sulfurique sur des coupes, ainsi que par le chauffage ; elles paraissaient se colorer comme par les liquides colorants. Une étude du verre altéré m'a ensuite donné des résultats pareils à ceux que j'ai obtenus avec des inclusions de thalle, et j'ai donc déterminé ces inclusions comme étant de petites plaques de verre.

Un lichen vitricole à thalle crustacé renferme le plus souvent des plaquettes de verre dans les parties de son thalle qui portent des apothécies et des spermogonies. J'en ai de beaux exemplaires dans des coupes d'apothécies du : *Placodium murorum* var. *cinnabarinum* (phot. 26, pl. 8) ; *Biatorina erysiboides* (phot. 25, pl. 8) ; *Lecanora erysibe* var. *olivacea* ; *Rinodina exigua* var. *pyrina* ; *Buellia alboatra* var. *glaucoatra* ; ainsi que dans des coupes de spermogonies de l'*Opegrapha saxatilis* (fig. 3) et du *Biatorina erysiboides* (fig. 4).

---

(1) Moissan : *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences.* T. 136, p. 123, 1903

(2) Germann : *American Chemical Society*. Vol. 43, p. 11, 1901.

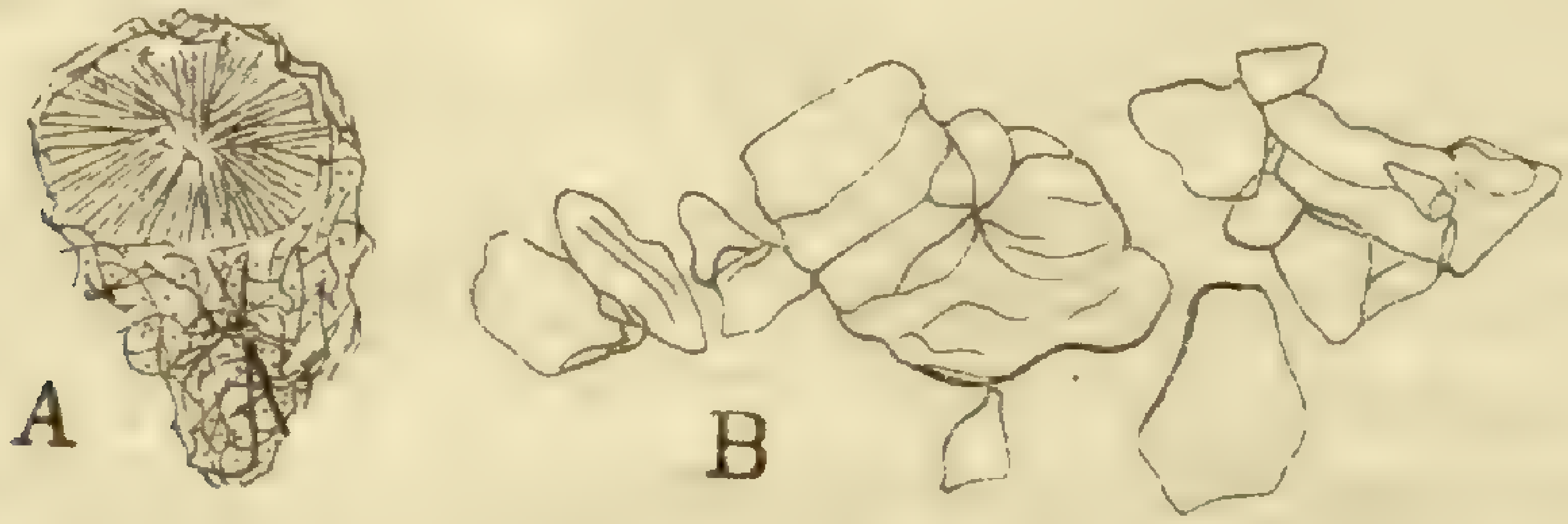


Fig. 3. — *Inclusions de verre* (éch. 14) : A, Spermogonie et thalle de l'*Opegrapha saxatilis* en coupe transversale ; B, inclusions de verre extraites du thalle. Gross. : A, 66 diam. ; B, 330 diam.

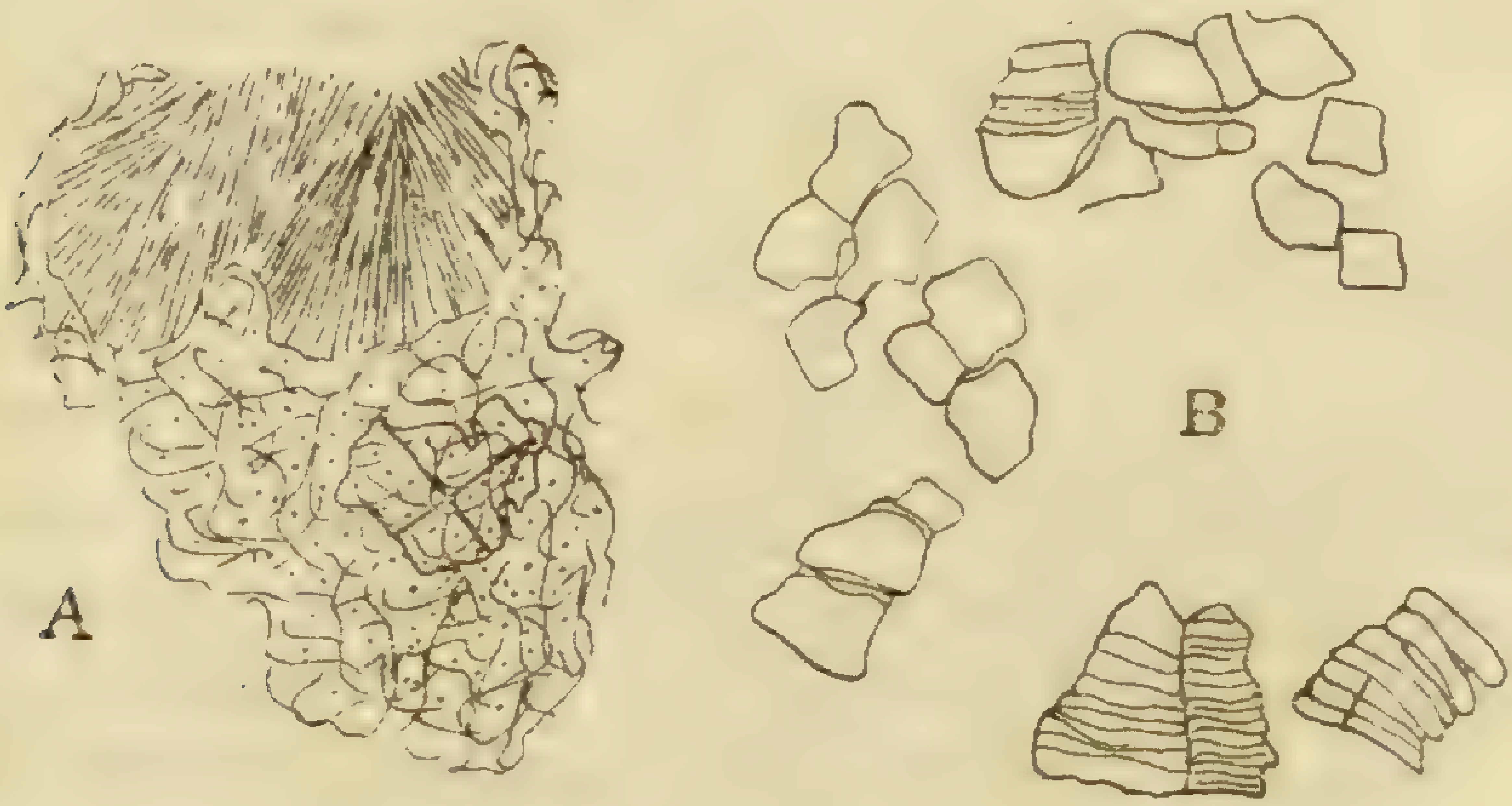


Fig. 4. — *Inclusions de verre* (éch. 22) : A, Spermogonie et thalle du *Biatorina erysiboides* en coupe verticale ; B, inclusions de verres extraites du thalle. Gross. : A, 66 diam. ; B, 330 diam.

Les thalles altérés du *Diploicia canescens*, vus à la loupe binoculaire, offrent de nombreuses particules de verre qui doivent être des inclusions, libérées à mesure que le thalle s'altère. De semblables particules de verre se distinguent sur les thalles altérés du *Placodium murorum* var. *tegulare*, sur les thalles à surface lépreuse du *Biatorina* *erysiboides*, sur les thalles à surface granuleuse du *Pertusaria leucosora*; en outre, ces particules de verre, libérées par suite de l'atération du thalle, existent souvent sur la surface plane des pièces de vitrail, particulièrement sur les points dépolis où l'on distingue encore quelques traces de lichen.

Des thalles mal développés, qui existent sur la surface intérieure d'un grand nombre des supports dans mes échantillons, recouvrent en majeure partie du verre squameux. Ces thalles sont si étroitement appliqués sur le verre que l'on ne peut séparer l'un de l'autre. On constate au microscope, dans les préparations, l'existence des gonidies et des hyphes entre les plaques mêmes de ce verre squameux; on peut donc conclure que le verre et le thalle sont étroitement unis en raison de l'inclusion des plaques de ce verre dans le thalle du lichen.

J'ai enlevé très soigneusement quelques lobes du *Xanthoria parietina* pour en examiner la surface inférieure, ainsi que les places où ils étaient appliqués sur la surface du verre; parfois de petites écailles de verre étaient attachées aux extrémités des rhizines, parfois les extrémités des rhizines restaient attachées au support. Il semble donc que les hyphes profonds des rhizines sont placés entre les plaques de verre altéré. En outre, j'ai constaté des plaques de verre incluses dans des rhizines de ce *Xanthoria*.

En résumé, des plaques de verre semblables à celles du verre opaque et du verre squameux sont renfermées dans des thalles et des rhizines de lichens vitricoles.

La structure du verre altéré rappelle fortement celle d'une roche, en tant que les fentes et les stries de ce verre sont comparables aux clivages primaires et secondaires de la roche. Ces points du verre altéré offrent, comme les clivages de roche, une résistance moindre à un organe pénétrant ainsi qu'à la pression; c'est sur ce verre altéré que les lichens vitricoles sont le plus étroitement appliqués, tantôt par leurs rhizines, tantôt par leur thalle si celui-ci est crustacé.

Les hyphes, appliqués sur ce verre altéré, doivent y exercer une pression qui peut varier selon qu'ils sont, ou non, dans un état de croissance ou de turgescence. Au fur et à mesure que cette action mécanique agit, le verre se désagrège et, par conséquent, ses parties constituantes, des plaques minimes, sont séparées les unes des autres. Les hyphes, en croissant, suivent les plans de séparation « clivage » et de plus, en raison de leur pression, ces hyphes enlèvent les plaques de verre qui sont, dès ce moment, graduellement incorporées dans le tissu du lichen.

C'est donc par l'action mécanique des lichens vitricoles que l'on explique la disparition du verre altéré et, par suite, les points creusés sur la surface d'une pièce de vitrail.

Cas particuliers. — Parmi mes échantillons, deux grisailles relevées de jaune d'argent sont intéressantes (phot. 22, 23, pl. 8). On remarque, dans l'un et l'autre de ces deux fragments de vitraux, que toute la surface de leurs parties grises et incolores est opaque en raison de la corrosion, tandis que la majeure portion de la surface de leurs parties jaunes n'est pas entamée. Mais on y remarque aussi du verre squameux et des trous sur le jaune comme sur le gris. De plus, la profondeur maximum de la corrosion est même atteinte sur le verre jaune (phot. 23, pl. 8).

Le verre gris et le verre jaune sont également détériorés dans les autres grisailles examinées, au nombre de neuf ; il n'y existe pas de surface étendue et opaque, limitrophe des parties jaunes.

Il semble donc que parfois des grisailles relevées de jaune d'argent soient également attaquées sur leurs parties jaunes et grises ; que parfois le jaune résiste plus longtemps à cette attaque que le gris, mais dès que ce verre coloré de jaune d'argent est entamé, il devient de plus en plus profondément corrodé.

La corrosion se manifeste souvent sur la partie du verre limitrophe de la gaine de plomb (phot. 18, pl. 7), sur la partie antérieurement sertie dans le plomb (phot. 1, pl. 5), et parfois sur la tranche même du verre. On y constate aussi l'existence de lichens particuliers, ainsi que de nombreux restes de lichens indéterminables.

Le plomb enchâssant une pièce de vitrail n'est pas toujours bien fermé ; sa rainure peut alors servir de réservoir pour l'eau de pluie. Des lichens croissent sur la partie du verre mal sertie dans la rainure ouverte, et cette partie et la tranche même du verre sont à la longue corrodées.

Le plomb, bien pressé contre le verre, peut y retenir de l'eau en raison de l'irrégularité de son bord ; des lichens croissent sur la partie du verre qui suit ce bord, d'où résulte un trou linéaire et limitrophe de la gaine de plomb.

L'accélération de la corrosion d'une pièce de vitrail dans le voisinage du plomb est donc due indirectement à la rétention d'eau de pluie par le cadre de plomb même.

Nota : M. Félix Gaudin m'a informée que le plomb d'un vitrail est déterioré plus vite que le verre, et que ce plomb peut même disparaître en une cinquantaine d'années.

III. CONCLUSIONS SUR LA CORROSION DES VITRAUX.

Cette étude sur la corrosion des vitraux m'a conduite aux conclusions suivantes :

1° La cause immédiate de la corrosion est l'action mécanique exercée par les lichens vitricoles sur la surface du verre altéré chimiquement ;

2° L'altération chimique du verre est toujours accélérée par la présence des lichens vitricoles ;

3° Le verre coloré de jaune d'argent résiste parfois longtemps à la corrosion ;

4° Il suffit d'un nettoyage annuel des vitraux pour les protéger contre l'invasion des lichens vitricoles, car la germination de leurs spores et la croissance de leur thalle ont un progrès très lent. Aussi, leur action mécanique sur le verre est-elle minime pendant les premiers mois de leur développement. On doit, bien entendu, tenir le cadre de plomb en bon état de conservation.

IV. — GÉNÉRALISATIONS.

Ardoise. — J'ai examiné la surface de l'ardoise sur laquelle existaient des exemplaires du *Xanthoria parietina* et du *Squamaria saxicola*.

Ce dernier lichen portait de nombreuses apothécies que j'ai enlevées très soigneusement ; de petites lamelles d'ardoise étaient attachées à la partie profonde de chacune de ces apothécies, et sur la surface de l'ardoise même, j'ai constaté autant de petits trous qu'il avait eu d'apothécies. J'ai ensuite enlevé les lobes du thalle de ce lichen ; ils ont toujours emmené avec eux des lamelles d'ardoise, ou bien ils ont laissé les extrémités de leurs hyphes profonds sur le support. Par conséquent, la place du lichen était nettement indiquée sur l'ardoise ; le contour, les apothécies et les lobes y étaient dessinés ou par des trous, ou par des traces d'hyphes. L'ardoise a la texture feuilletée ; c'est pourquoi, après un lavage à l'aide d'une brosse employée très légèrement, il ne reste sur ce support aucune trace de la croissance des thalles de ce lichen.

J'ai traité pareillement le thalle du *Xanthoria parietina* ; ou des lamelles d'ardoise restaient attachées à ses rhizines, ou les extrémités des rhizines restaient fixées sur le support. On distingue, dans des coupes de ces rhizines enlevées avec des lamelles d'ardoise, que les hyphes profonds sont fixés entre les lamelles, et que de petites parties d'ardoise sont incluses dans le tissu de la rhizine. Ces résultats sont conformes à ceux que j'ai déjà constatés au sujet des rhizines du *Xanthoria parietina* appliquées sur du verre altéré.

Je conclus donc que les hyphes des lichens croissant sur l'ardoise y exercent une action mécanique. Cette action mécanique doit être ici facilitée par la texture schisteuse du support ; cette texture schisteuse explique également pourquoi les ardoises ne gardent aucune trace de l'attaque des lichens silicicoles.

Feldspaths. — Je voulais démontrer l'action mécanique des lichens silicicoles sur les feldspaths. J'ai donc cherché un cristal de feldspath, d'une surface lisse et assez grande, sur laquelle croissait un lichen en bon état de développement ; malheureusement, je n'y ai pas réussi. Tous les cristaux que j'ai pu distinguer étaient très petits, ou d'une surface irrégulière, ou ils ne portaient pas de lichen. Je n'ai donc pu constater aucune corrosion du feldspath par des lichens ; j'ai remarqué, cependant, que les rhizines du *Peltigera canina* et du *Peltigera horizontalis* étaient étroitement fixées sur les irrégularités de la surface du feldspath. Je n'ai pu enlever ni la surface du feldspath, ni les extrémités des rhizines de ces deux espèces de *Peltigera*.

Bachmann dit que l'orthose reste impénétrable pour les hyphes des lichens silicicoles. Mais on sait que le kaolin résulte de l'altération du feldspath des granites, que ce feldspath s'altère par suite de l'action de l'acide carbonique présent dans l'atmosphère, dans l'eau de pluie et de source ; on sait également que le kaolin renferme de petites plaques cristallines. Il est donc vraisemblable que l'altération chimique du feldspath est accélérée là où des lichens sont appliqués, et que ces lichens exercent sur le feldspath, comme sur le verre, une action mécanique.

Mica et grenat. — Ces deux silicates doubles ont été étudiés par Bachmann comme supports des lichens silicicoles.

Cet auteur (1) trouve que la trace du lichen est laissée sur le mica et que ce mica est traversé par des hyphes jusqu'à une profondeur de $0^{mm},2$ à $0^{mm},4$. Il dit que de fines fentes sont nécessaires pour la pénétration des hyphes entre les lamelles, et les hyphes se propagent alors toujours dans la direction du clivage. Le mica devient blanc comme la craie. Bachmann conclut que les hyphes des lichens exercent une action chimique et une action mécanique sur le mica.

Le grenat (2) est vite réduit par des lichens ; il devient finement granuleux, d'un aspect argileux. Bachmann pense que l'attaque chimique est probablement due à une émission d'oxygène et d'acide carbonique par le thalle du lichen.

Il me semble que, dans cette altération du mica et du grenat, l'action de l'acide carbonique de l'atmosphère peut jouer son rôle, de plus, que les lichens fixés sur ces supports peuvent accélérer cette action chimique et y ajouter leur action mécanique. Il serait intéressant de savoir si les lichens croissant sur ce mica et sur ce grenat ont montré un enlèvement et une incorporation des plaques minimes de leur support.

Rôle des lichens dans la désagrégation des roches. — Il est généralement reconnu que les lichens jouent le premier rôle dans le commencement de la flore d'un sol stérile. Ils doivent cette place importante dans la nature à leur capacité de se fixer et d'exister sur des roches arides, parfois lisses et dures, des roches, telles que les granites, qui n'offrent aucun moyen de subsistance, ni aucun support à d'autres groupes de plantes.

Les roches, toujours exposées aux agents de la nature, sont graduellement désagrégées ; la gelée, la chaleur, la pluie et l'acide carbonique de l'atmosphère, prennent tous part à cette œuvre grande et lente. Les lichens, seuls parmi les membres du règne végétal, s'établissent sur la surface primitive de ces roches : ils y accélèrent l'altération chimique, y exercent une action mécanique, et c'est ainsi que les lichens saxicoles prennent part, eux aussi, à cette œuvre de désagrégation.

---

(1) E. Bachmann. *Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrer Substrat.* Ber. d. deutsch. bot. Ges., t. 22, 1904.

(2) E. Bachmann. *Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrer Unterlage.* II Granat und Quartz. Ber. d. deutsch. bot. Ges., t. 29, 1911.

Les lichens s'altèrent à leur tour ; leurs débris se mêlent à la poudre qui provient de la roche, et à la poussière apportée par le vent : à la longue, là où les lichens ont été les premiers à croître, il existe assez de sol à l'état granuleux et fin pour offrir aux mousses un point d'appui et de subsistance. Dans le sol élaboré, augmenté en profondeur et en étendue par la croissance ainsi que par les débris de mousses, viennent de petites fougères et de petites plantes phanérogames ; puis il y croît des buissons. Par suite de cet agrandissement de la flore, l'action chimique et l'action mécanique des plantes sur les roches sont appréciables et assez importantes même pour hâter des écroulements.

Les lichens se fixent sur la surface indemne des matériaux éboulés, et alors y recommencent leur rôle accessoire dans la désagrégation des roches, ce qui rendra possible la croissance d'autres plantes et, par l'action de ces dernières, une accélération plus importante de la désagrégation des roches par les agents de la nature.

LES EUPHORBIÉES
DES
ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

par M. Marcel **DENIS**

(suite et fin)

TIRUCALLI. — Toutes les formes malgaches de ce groupe sont plus ou moins rattachables à l'*E. Tirucalli* qui est très voisin de la souche primitive à partir de laquelle se sont différenciées à Madagascar et en Afrique les espèces de cette sous-section.

TITHYMALUS. — L'*E. ensifolia* est un type ancien très localisé et très spécial. L'*E. emirnensis* ressemble aux Euphorbes d'Europe. Les autres *Tithymalus* sont introduits ou polydémiques et alors africano indo malgaches ou d'affinités indiennes.

Les Euphorbiées des îles australes d'Afrique se répartissent la façon suivante :

	ANTHOSTEMA	EUPHORBIA					
		Anisoph.	*Goniost.*	*Rhizant.*	*Diacanth.*	*Tirucalli*	*Tithym.*
Madagascar	1	9	17	1	12	9	3
Europa					1		
La Réunion		7	1			1	
Maurice		5	2			1	
Rodriguez		2	1				
Aldabra			1				
Comores		3	2			1	
Seychelles		2					
Galéga		1					

Au point de vue géographique les affinités sont les suivantes :

a) Affinités indo-malgaches : exceptionnelles *E. Heyneana*, *E. oxycoccoides*, *E. borbonica*.

b) Affinités africano-indo-malgaches : 2 espèces seulement. *E. primulæfolia*, *E. dracunculoides*.

c) Affinités africano malgaches : toutes les espèces de *Diacanthium* et *Tirucalli*.

En résumé, les affinités des Euphorbiées de Madagascar vont aux Euphorbiées africaines auxquelles elles sont apparentées pour la très grande majorité des cas.

Cette constatation n'est-elle pas contradictoire avec l'état insulaire de Madagascar ? La disposition géographique actuelle ne justifie pas ces affinités. Trouvons-nous dans les périodes géologiques antérieures quelque fait qui les justifie ou les contredise ? Et s'il se trouve quelque fait pour les justifier est-il compatible avec l'époque d'apparition du genre Euphorbia ? La réponse à ces questions forme un complément nécessaire à tout ce qui précède.

Évolution.

Apparition du genre EUPHORBIA. — On désigne sous les noms d'*Euphorbiophloios*, *Euphorbiophyllum* et *Euphorbioides* des restes fossiles que divers phytopaléontologistes (Langeron, Heer, Wessel et Weber, d'Ettingshausen) rapportent à des plantes voisines du genre *Euphorbia*. On ne peut guère faire état de tous ces restes, dont l'attribution générique reste extrêmement douteuse. Le seul témoin fossile authentique du genre *Euphorbia* a été décrit par Viguier avec quelques autres plantes provenant du travertin de Sézanne (140). On peut affirmer que dès le Thanétien supérieur, au début du Nummulitique, le genre *Euphorbia* existait déjà et il est vraisemblable qu'il était répandu.

Évolution géologique de Madagascar. — Je la trace très schématiquement d'après le travail d'ensemble de Lemoine (90). Au début du Mézozoïque, le géosynclinal du Mozambique partagea en un continent australo-indo-malgache et en un continent africano-brésilien l'ancien continent paléozoïque de Gondwana.

Le continent australo-indo-malgache resta intact pendant le Jurassique, mais au Crétacé des failles isolèrent l'Australie. Il est possible qu'à la fin du Crétacé, l'Inde était séparée de Madagascar et qu'au début de Nummulitique au moins un chapelet d'îles la séparaient de Madagascar; mais ce qu'il y a de certain c'est qu'à la fin de l'Eocène se produisit une émersion du géosynclinal du Mozambique et que Madagascar fut rattachée à l'Afrique. Il est très vraisemblable de penser qu'une quantité d'animaux et de plantes a pu, à cette époque coloniser Madagascar (2e migration de Hochreutiner) (75). Ceci permet d'expliquer une partie des relations floristiques et faunistiques entre l'Ile et le Continent. Au Nummulitique, le genre *Euphorbia*, qui existait certainement nous l'avons vu, s'est répandu à Madagascar avec le type africain *Anthostema*, Il s'y est répandu vraisemblablement à partir de 3 souches ou groupes de souches : une souche primitive d'*Anisophyllum*; une ou plusieurs souches de *Tithymalus*, une ou plusieurs souches de plantes ancêtres des *Euphorbium*.

Il est certain que la vie désertique est un des facteurs les plus actifs de l'évolution végétale. La dessication climatique et édaphique est suivie de l'adaptation d'une partie des éléments présents à des conditions xérophytiques alors que les autres sont éliminés. En Afrique et à Madagascar sous l'influence de conditions analogues (1) ont évolué, à partir de la même souche « *pro-Euphorbium* » répandue au nummulitique, des séries parallèles. Les deux types épineux (2) et charnu ont pu se produire par convergence sous l'influence de conditions écologiques analogues en Afrique et et à Madagascar. Si l'évolution xérophytique s'est produite assez tôt, des relations de parenté directes ont pu s'établir entre les *Diacanthium* et *Tirucalli* africains et les *Diacanthium* et *Tirucalli* malgaches.

---

(1) En Amérique c'est à partir des *Anisophyllum* que se différencient les éléments désertiques.

(2) Pax admet que (109) le groupe *Diacanthium* est un groupe ancien

Quoi qu'il en soit les *Goniostema* apparaissent comme un groupe ancien, héritier direct des *pro-Euphorbium* adaptés à la vie tropicale.

Le climat tropical humide de Madagascar a pu agir postérieurement sur certains éléments primitivement xérophytiques. A mon sens les *E. leuconeura*, *E. lophogona*, *E. Boissieri*, *E. Perrieri* qui peuvent devenir inermes par régression aciculaire sont des *Diacanthium* évoluant sous des conditions moins arides.

Après la rupture des communications vers l'Afrique, il s'est produit un morcellement des souches primitives en des éléments endémiques : c'est un fait depuis longtemps admis que la vie insulaire favorise la production d'éléments autochtones.

La production de ces éléments a du se faire plus ou moins tardivement. Certains types anciens paléogéniques se sont localisés exclusivement dans la région centrale où ils occupent une aire souvent restreinte (*E. orthoclada* p. ex.). Les types de *Diacanthium* qui sont répandus sur une aire restreinte sont certainement des formes néogéniques. La surface occupée par une espèce n'est donc pas un criterium absolu de son âge. L'étude de ses caractères morphologiques et de ses affinités permet de se faire une meilleure idée de son âge d'endémisme. La considération des néo et paléo-endémiques d'aire restreinte explique l'origine des dissensions qui ont sévi entre Sinnott [131 bis], Ridley [126 bis] et Willis [144-145] à propos de la théorie de l' « age and area ».

L'homme et son industrie ont contribué à modifier la répartition naturelle des Euphorbes : en introduisant des espèces annuelles de large extension tropicale (*E. hirta*, *E. thymifolia*), en détruisant les arbres utiles d'une façon exagérée (*E. Intisy*), en se livrant à la pratique des feux de brousse (*E. Pirahazo*).

CONCLUSIONS

Systématique

Les Euphorbées, sont représentées dans les Iles Australes d'Afrique par le genre *Anthostema* (1 espèce) et *Euphorbia* (63 espèces). Ce genre *Synadenium* a été introduit à la Réunion.

C'est à la suite d'une erreur de détermination, erreur que j'ai relevée, que l'on croyait à la présence du genre *Pedilanthus* à Madagascar. Ce genre reste strictement américain.

Le premier objet de mon travail a été la révision de toutes les Euphorbiées des Iles Australes d'Afrique après discussion des caractères spécifiques. Certains de ces caractères qui n'avaient pas été employés jusqu'ici comme ils le méritaient ont été mis en valeur (présence ou absence forme des cyathophylles, sexualité du cyathium, forme du fruit, persistance du calice aux fleurs femelles).

En rendant homogène et en précisant la notion d'espèce, j'ai pu supprimer ou réunir à d'autres, une dizaine d'espèces qui avaient été établies sur des caractères insuffisants, inexacts ou variables. J'ai été amené accessoirement à ne considérer le genre *Calycopeplus* que comme un type ancien d'Euphorbe.

J'ai décrit 11 espèces nouvelles qui constituent souvent des formes remarquables et bien tranchées (*E. Humbertii, E. Antso, E. obcordata, E. Caput aureum, E. biaculeata, E. pedilanthoïdes, E. Viguieri, E. mahafalensis, E. mangokyensis, E. xanthadenia, E. brachyphylla*). Malgré la difficulté que présente, à distance, l'estimation et la subordination des formes, j'ai cru devoir établir dans deux espèces les variétés suivantes : *E. Perrieri β elongata, E. emirnensis β imbricata.*

Ma seconde préoccupation a été de réunir en groupes naturels les espèces qui offraient des affinités manifestes. C'est le premier essai qui ait été entrepris dans cet ordre d'idées pour les Euphorbiées malgaches.

J'ai complété ce chapitre de classification par une clé dichotomique dans laquelle j'ai tenu compte de tous les caractères qui offraient le plus de sécurité et de rapidité pour les déterminations.

Il me parait impossible de distinguer les Euphorbes de Madagascar uniquement d'après leurs caractères anatomiques. Si l'anatomie ne fournit pas l'aide discriminative qu'on pouvait attendre d'elle, elle confirme au moins l'unité générique qui est d'ailleurs si bien définie par la constance florale. Malgré les multiples aspects et les adaptations variées que peuvent présenter les Euphorbiées de Madagascar, il y a toujours un fond structural constant : l'anatomie vient à l'appui de la morphologie pour le révéler.

Lorsque sous l'influence de conditions écologiques analogues il y a des adaptations comparables, des convergences morphologiques entre des éléments systématiques très différents, il est très facile de se rendre compte sur une coupe, s'il s'agit par exemple d'une Euphorbe, d'un Didierea ou d'une Asclépiadée car les adaptations les plus profondes n'entament pas les caractères anatomiques du genre qui restent toujours bien définis.

Répartition

Dans chacune des régions climatiques de Madagascar, on trouve un certain nombre d'espèces qui semblent localisées. La Région centrale par exemple, offre une série de formes très particulières au point de vue botanique et très circonscrites géographiquement (*E. emirnensis*, *E. orthoclada*, *E. tetraptera*, *E. ensifolia*).

Dans les trois régions de la flore du Vent (climat tropical humide) les Euphorbes arborescentes sont à feuilles persistantes : dans les deux régions de la flore sous le Vent (climat plus sec) les Euphorbes arborescentes sont à feuilles caduques.

Dans le Centre Sud, l'Ouest-Sud et surtout dans le Sud-Ouest, les Euphorbes xérophytiques à faciès charnu ou épineux se trouvent exclusivement localisées.

Ces Euphorbes sont remarquables par leurs adaptations à la sécheresse (réserves d'eau dans la moelle de la tige ou dans des tubercules radiculaires, protections épidermiques par réduction de la surface transpiratoire, enfoncement des stomates ou cutinisation de la membrane).

Dans l'ensemble, les Euphorbes de Madagascar sont beaucoup plus sensibles à l'influence physique du sol qu'à l'influence chimique.

Affinités et Evolution

Les sections d'Euphorbes sont isolées les unes des autres aux points de vue affinité et origine. Elles constituent des séries ayant évolué séparément. Les Euphorbes malgaches sont, ou bien des espèces endémiques très particulières ou bien des espèces d'affinité africaine dans la grande majorité des cas, ou bien encore indienne par exception.

A propos de l'Evolution des Euphorbiées à Madagascar on peut faire une hypothèse qui est en harmonie avec les faits géologiques et l'époque d'apparition du genre *Euphorbia*.

Pendant la période Nummulitique, par suite de la réunion de Madagascar au continent africain, le genre *Euphorbia* qui existait certainement à cette époque, s'est répandu à Madagascar avec le type africain *Anthostema*. Il s'y est répandu à partir de trois souches ou groupes de souches qui ont évolué séparément : une souche primitive d'*Aniso-*

phyllum, une ou plusieurs souches de *Tithymalus*, une ou plusieurs souches de plantes ancêtres des *Euphorbium*. Les « *pro-Euphorbium* » ont évolué parallèlement à Madagascar et en Afrique sous l'influence d'une dessication climatique. Il s'est produit de chaque côté du canal de Mozambique des séries comparables de types xérophytiques ce qui explique les affinités que l'on observe entre *Diacanthium* et *Tirucalli* malgaches et *Diacanthium* et *Tirucalli* africains.

Les *Goniostema* c'est-à-dire les Euphorbes arborescentes, représentent les héritiers directs du groupe « *pro-Euphorbium* » ayant évolué sous un climat tropical.

L'homme a introduit à Madagascar et dans les Iles Australes d'Afrique quelques espèces de large extension tropicale. Son industrie a modifié — par destruction utilitaire ou par incendie — la localisation ou la fréquence de quelques espèces indigènes.

LISTE DES EUPHORBIÉES
DES
ILES AUSTRALES D'AFRIQUE

En caractère courant gras : espèces conservées.
En caractère courant : synonymes.
En italiques : espèces peu connues, douteuses ou rejetées.

Page
Anisophyllum glaucophyllum Klotzsch et Gke. 33
— hypericifolium Haw. 36
— thymifolium Haw. 37
Anthostema madagascariense H. Bn. 11
Chamœsyce Mauritiana Comm. Herb. 37
Esula esculenta 34
Euphorbia Abbottii Bkr. 49
— **adenopoda** H. Bn. 59
— **alcicornis** Bkr. 102
— *alcicornis* Hort. 90
— Alluaudi Drke. 109
— anagalloides Bkr. 30
— **Antso** M. Den. 45
— **aprica** H. Bn. 47
— *Arahaka* H. Psson. 110
— Bailloni Boiss. mss. 87
— **Bakeriana** H. Bn. 63
— *Baroni* Bkr. teste Dandouau ? [45]
— **betacea** H. Bn. 49
— **biaculeata** M. Den. 75
— **Boissieri** H. Bn. 87
— **Boivini** H. Boiss. 58
— Bojeri Hook. 82
— **borbonica** Boiss. 116
— **brachyphylla** M. Den. 80
— Breoni Noisette 82
— capitata Lk. 36
— **Caput aureum** M. Den. 73
— cirsioides Cost. et Gd. 100

— **Commersonii** (H. Bn.) M. Den. 53
— cynanchoides Drke. 51
— daphnoides H. Bn. 49
— **daphnoides** B. Balf. 53
— **Decorsei** Drke. 99
— **dissimilis** J. de Cord. 33
— **dracunculoides** Lk. 118
— elastica H. Jum. 44
— **emirnensis** Bkr. 113
— — var. **imbricata** M. Den. . . . 114
— **ensifolia** Bkr. 114
— **enterophora** Drke. 106
— **erythroxyloides** Bkr. 50
— eumymoides Bkr. mss. 63
— **fiherenensis** H. Psson. 106
— Fournieri Rebut. 86
— *Geayi* Cost. et Gd. 110
— glauca Ehr. mss. 118
— **glaucophylla** Poir. 33
— **Goliana** Lk. 32
— gracilipes H. Bn. 46
— **Grandidieri** H. Bn. 30
— *helicohele* G. Lem. 91
— **hexadenia** M. Den. 49
— **Heyneana** H. Boiss. 39
— **Hildebrandtii** H. Bn. 27
— **hirta** L. 34
— — var. **procumbens** N. E. Br. . . . 36
— **Humbertii** M. Den. 28
— **hypericifolia** L. 36
— indica Lk. 36
— Insulæ **Europæ** Pax. 74
— **Intisy** Drke. 97
— *isaloensis* Drke 91
— lanceolata Rottler. mss. 118
— **Laro** Drke. 104
— *laxa* Drke. teste Palacky ? [105
— **leucodendron** Drke. 109
— *leuconeura* Boiss. 88
— ohaensis H. Bn. 51
— longifolia H. Bn. mss. 87

— **lophogona** Lk. 86
— *macroglypha* C. Lem. 90
— madagascariensis Com. mss. 86
— **mahafalensis** M. Den. 78
— mainiana H. Psson. 82
— **Mancinella** H. Bn. 58
— *mandrariensis* Drke. 90
— **mangokyensis** M. Den. 80
— melanacantha Drke. 82
— microphylla Lk. 37
— Milii C. des Moul. 82
— monocephala Bkr. mss. 43
— *Nivulia* Hamilt. 91
— Neumanni Hort. 82
— **obcordata** M. Den. 56
— *oncoclada* Drke. 110
— *origanoides* L. 39
— **orthoclada** Bkr. 51
— **oxycoccoides** Boiss. 33
— **pachysantha** H. Bn. 43
— **pedilanthoides** M. Den. 76
— *pendula* Boiss. 111
— **Peplus** L. 117
— — var. **peploides** Gouan. 118
— pereskiæfolia Houllet. 120
— **Perrieri** Drke. 87
— — var. **longifolia** M. Den. 88
— **Pervilleana** H. Bn. 59
— phanerophlebias Bkr. mss. 58
— **physoclada** Boiss. 56
— pilulifera Jacq. non L. 34
— **Pirahazo** H. Jum. 44
— **plagiantha** Drke. 106
— platyacantha Drke. 82
— **primulæfolia** Bkr. 66
— **prostrata** Ait. 38
— **pyrifolia** Lk. 46
— rhipsaloides C. Lem. 103
— rubrostriata Drke. 82
— sapiifolia H. Bn. . . . . [illegible]9
— *schizoclada* H. Bn. mss. 91

— **segetalis** L. 118
— *serpyllifolia* Pers. 39
— spatulata Com. mss. nec. Lk. 53
— **splendens** Boj. M. Den. 82
— **stenoclada** H. Bn. 100
— subapoda H. Bn. 67
— **tetraptera** Bkr. 64
— **Thuarsiana** H. Bn. 54
— **thymifolia** L. 37
— — var. **suffrutescens** Boiss. . . . 38
— **Tirucalli** L. 103
— **trichophylla** Bkr. 30
— vepretorum Drke. 51
— **Viguieri** M. Den. 73
— **xanthadenia** M. Den. 79
— *xylophylloides* Brongt ?. 109
Ossifraga lactea Rumph. 103
Pedilanthus lycioides Bkr. 76, 120
— *pectinatus* Bkr. 120
Peplus sive Esula rotunda Bauh. 117
Sterigmanthe Bojeri Klotz. et Gke. 82
— splendens Klotz. et Gke. 82
Synadenium carinatum Boiss. 120
Tiru Calli van Rheede. 103
Tithymalus arborescens Pluk. 103
— botryoides erectus Burm. 34
— botryoides major Pluk. 34
— botryoides zeylanicus Burm. 34
— dulcis Parietariæ foliis Sloane 34
— dracunculoides Klotz. et Gke. 118
— humilis Burm. 37
— indicus frutescens Commelin 103
— indicus annuus Pluk. 37
— Linariæ folio Mor. 118
— orientalis Burm. 103
— ramosissimus Burm. 103
— rotundis foliis Tourn. 117

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

[1] **Adanson**. — Famille des Plantes (Paris, 1763).

[2] **Aiton** (A.-T.). — Hortus Kewensis, v. III (London, 1811).

Bailey (J.-W.). — Voir E.-W. Sinnott et —.

[3] **Baillon** (H.). — Etude générale du groupe des Euphorbiacées (Paris, 1858).

[4] — *Anthostemidearum*, etc. (*An. Sc. Nat. Bot.* IV, t. IX, 1858).

[5] — *Species Euphorbiacearum* A. Euphorbiacées africaines. IIe partie (*Adansonia* I., 1861).

[6] — Histoire des Plantes t. V, (Paris, 1874).

[7] — Liste des plantes de Madagascar (*Bul. Soc. Lin.*, Paris, I, 1886).

[8] **Baker** (J.-G.). — Flora of the Mauritius and the Seychelles (London, 1877).

[9] — On the Botany of Madagascar (*Brit. As. Adv. Sc.*, 1881, York).

[9 bis] — Notes on a Collection, etc. (*Jour. Lin. Soc.*, XVIII, 1881).

[10] — Contribution to the Flora of Madagascar (*Journ. Lin. Soc.*, XX, 1884).

[11] — Further contributions to the Flora of central Madagascar (*Journ. Lin. Soc.*, XXI, 1885).

[12] — Further contributions to the Flora of Madagascar (*Jour. Lin. Soc.*, XXII, 1887).

[12 bis] — *id.* (*Jour. Lin. Soc.*, XXV, 1890).

[13] — Flora of Aldabra Islands (*Kew. Bull.*, 1894).

[14] **Balfour** (J.-B.). — Aspects of the Phænogamic Vegetation of Rodriguez with Description of new Plants from the Island (*Journ. Lin. Soc.*, XVI, 1877).

[15] **Baron** (R.). — The Flora of Madagascar (*Journ. Lin. Soc.*, XXV, 1890).

[16] — Compendium de Plantes malgaches (*Rev. de Madagascar* 7e a. III, 1905).

[17] **de Bary** (A.). — Vergleichende Anatomie, etc. Leipzig, 1877).

[18] **Bauhin** (C.). — Pinax Theatri Botanici (Basilæ, 1671).

[19] **Belzung** (E.). — Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes *(Journ. bot.*, 1893).

[20] **Bentham** (G.). — Flora Hongkongensis (London, 1861).

[21] — Notes on Euphorbiaceæ *(Journ. Lin. Soc.*, XVII, 1880).

[22] — et **Hooker** (J.-D.). — Genera Plantarum III, 1 (Londoni, 1880).

[23] **Berger** (A.). — Sukkulente Euphorbien (Stuttgart, 1907).

[24] **Bews** (J.-W.). — An account of the chief Types of Vegetation in South Africa with Notes on the Plant Succession *(Journ. of Ecology*, IV, 3 et 4, 1916).

[25] **Bois** (D.) et **Gallaud** (J.). — Modifications anatomiques et physiologiques provoquées dans certaines plantes tropicales par le changement de milieu *(C. R. Ac. Sc.*, 1905 et *Bul. Econ. Mad.*, 6e an., n° 1, 1906).

[26] **Boissier** (E.). — Centuria Euphorbiarum (Lipsiæ et Parisis, 1860).

[27] — Euphorbiées *in* D. C. Prod. Syst. nat. Reg. Veg., XV, 2, 1862.

[28] — Icones Euphorbiarum (Genève, 1866).

[29] **Bojer** (W.). — *Euphorbia splendens (Curtis Bot. Mag.* 1829).

[30] Hortus Mauritianus (Maurice, 1837).

[31] **Boosfeld** (A.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie stammsukkulenter Pflanzen *(Beihefte z. Bot. Cent.*, XXXVII, 1920).

[32] **Brown** (N.-E.). — Euphorbiaceæ *in* W. Thiselton-Dyer *(Flora of Tropical Africa*, London, VI, 1, 1909).

[33] — Euphorbiaceæ *in* W. Thiselton-Dyer *(Flora Capensis*, London, V, 2, 1915).

[34] **Buchenau** (F.). — Reliquiæ Rutenbergianæ : I. Botanik *(Abhandl. Nat. Ver. zu Brem.*, VII, 1880).

[35] **Burmann** (J.). — Thesaurus Zeylanicus exhibens plantas, etc. (Amstelædami, 1737

[36] **de Candolle** (A.-P.) et **Redoute** (A.-J.). — Plantes grasses.

[37] **Chauveaud** (G.). — Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées et Asclépiadées (*An. Sc. Nat. Bot.*, 1891).

[38] **Choux** (M.-P.). — Sur le revêtement cireux de quelques plantes aphylles du Sud-Ouest de Madagascar (*Bul. Soc. Lin. Provence*, Marseille 1912).

[39] **Commelin** (C.). — Preludia Botanica... (*Lugduni batavorum* 1703).

[40] **de Cordemoy** (J.). — Flore de l'Ile de la Réunion (Paris, 1895).

[41] **Costantin** (J.) et **Gallaud** (J.). — Note sur quelques Euphorbes nouvelles ou peu connues de la région du Sud-Ouest de Madagascar, rapportées par M. Geay (*Bul. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 1905).

[42] — Nouveau groupe du genre *Euphorbia* habitant Madagascar (*An. Sc. Nat. Bot.*, 9e série, II, 1905).

[43] — Quelques plantes à latex de Madagascar (*Bul. Econ. Mad.*, 6e an., n° 3, 1906).

[44] **de Dalla Torre** (C.-G.) et **Harms** (H.). — Genera siphonogamarum ad systema Englerianum conscripta (Lipsiae, 1900-1907).

[45] **Dandouau** (A.). — Catalogue alphabétique des noms malgaches de végétaux (*Bul. Econ. Mad.*, 10e an., n° 2, 1910).

[46] **Daniel** (J.). — Influence du mode de vie sur la structure secondaire des Dicotylédones (*Thèse Fac. Sc. Paris*, Rennes, 1915).

[47] **Decary** (R.). — L'extrême sud de Madagascar (*La Géographie*, XXIV, 3, 1920).

[48] **Decorse** (J.). — Note sur quelques plantes de l'Androy (Madagascar) (*Rev. Cult. Coloniales*, n° 82, 1901).

[49] **Delf** (E.-M.). — The meaning of Xerophily (*Journ. of Ecology*, III, n° 2, 1915).

[50] **Denis** (M.). — Recherches anatomiques sur quelques plantes littorales de Madagascar (*Rev. gén. Bot.*, XXXI, 1919).

[51] **Dietz** (A.). — Adatok a növények különösen az Euphorbiaceak tejnedvének ismeretéhez (*Ertez. a természet. köréből*, Budapest, XII, 8, 1882).

[52] **Dommell** (H.-C.). — Ueber die Spaltöffnungen der Gattung *Euphorbia* (*Ber. Deut. Bot. Ges.*, 28, 1910).

[53] **Dougal** (D.-T.-Mac). — Origination of self-generating Matter and the influence of Aridity upon its evolutionary Development (*Journ. of Geology*, XVII, 7. 1909).

[54] — The Water balance of Desert Plants (*An. of Botany*, XXVI, 1912).

[55] — et **Spœhr** (H.-A.). — The origination of Xerophytism (*Plant World*, XXI, 1918).

[56] **Drake del Castillo** (E.). — Note sur quelques plantes de la région Sud et Sud-Ouest de Madagascar (*Bul. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 1899).

[57] — Note sur l'*Intisy* de Madagascar (*Bul. Mus. Hist. Nat.*, Paris. 1900).

[58] — Note sur les plantes recueillies par M. Guillaume Grandidier dans le sud de Madagascar en 1898 et 1901 (*Bul. Mus. Hist. Nat.*, Paris. 1903).

[59] **Dubard** (M.) et **Viguier** (R.). — Sur l'anatomie des tubercules d'*Euphorbia Intisy* (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1904).

[60] — Le système radiculaire de l'*Euphorbia Intisy* (*Rev. Gén. Bot.*, XVII, 1905).

[61] **Elliot** (G.-F. Scott). — New and little-known Madagascar plants (*Journ. Lin. Soc.*, XXIX, 1893).

[62] **Endlicher** (S.). — Genera Plantarum (Vindobonæ, 1836-1840).

[63] **Engler** (A.). — Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete (Berlin, 1895).

[64] **Fron** (G.). — Note sur l'*Euphorbia Intisy* (*Journ. de Bot.*, 1900).

Gallaud (J.). — Voir J. Costantin et —.

Garcke. — Voir F. Klotzsch et —.

[65] **Gaucher** (L.). — Etude anatomique du genre *Euphorbia* L. (Paris, 1898).

[66] — Les racines des Euphorbes cactiformes (*Journ. de Bot.*, 1899).

[67] — Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées (*An. Sc. Nat. Bot.*, 1902).

[68] **Girod-Génel**. — Les végétaux producteurs de caoutchouc (1898).

[69] **Gœbel**. — Pflanzenbiologische Schilderungen (Marbourg, 1889).

[70] **Gouan**. — Flora monspeliaca (Lugduni, 1765).

[71] **Grandidier** (A.). — Histoire naturelle des plantes de Madagascar (1886-1903) (planches).

[72] — (A. et G.). — Collection des ouvrages anciens concernant Madagascar (Paris, 1903 et suivantes).

Harms (H.). — Voir de Dalla Torre et —.

[73] **Haworth** (A.-H.) — Synopsis Plantarum Succulentarum (Norimbergæ, 1819).

[74] **Henry** (A.). — A list of plants from Formose (*Trans. Asiatic Soc. Japan*, XXIV, supp).

[75] **Hochreutiner** (B.-P.-G.). — Sertum madagascariense (*An. Cons. et Jard. bot.*, Genève, 1908).

[76] **Hooker** (W.-J.). — *Euphorbia Bojeri* 3527 *(Curtis Bot., Mag.*, 1836).

[76 bis] **Hooker** (J.-D.). — Flora of British India. Londòn 1890. Voir G. Bentham et —.

[77] **Jacquin**. — Selectarum Stirpium americanarum 1763.

[78] **Jumelle** (H.). — Les plantes à caoutchouc et à gutta (Paris, 1903).

[79] — Une nouvelle Euphorbe à caoutchouc (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, CXL, 1905).

[80] — Deux nouvelles plantes à caoutchouc de Madagascar (*Le caoutchouc et la gutta-percha*, 1905).

[81] — et **Perrier de la Bâthie** (H.). — Notes biologiques sur la végétation du Nord-Ouest de Madagascar. Les Asclépiadées (*An. Mus. Col. Marseille*, 2e sér., 6e vol., 1908).

[82] — Les plantes à caoutchouc de l'Ouest et du Sud-Ouest de Madagascar (*Bul. Econ. de Madag.*, 12e an., n° 1, 1911 et *Ag. prat. des Pays Trop.*, 1911).

[83] — Histoire naturelle d'un lac de Madagascar (*Rev. Gén. Bot.*, XXIV, 1912).

[84] **de Jussieu** (A.). — De Euphorbiacearum generibus medicisque earumden viribus Tentamen (Paris, 1824).

[85] **Klotzsch** (F.) et **Garcke**. — Linné's natürliche Pflanzenklasse Tricoccæ (*Monat. K. Ak. Wiss.*, Berlin, 1860).

[86] **de Lamarck** (J.). — Encyclopédie méthodique (Paris, 1786).

[87] **Lemaire** (C.). — Observations diagnostico-nomenclaturales sur les Euphorbes charnues du Cap (*Miscel. in l'Illustration horticole* II, 1855).

[88] — De quelques espèces d'Euphorbes charnues rares et peu connues (*Miscel in l'Illustration horticole* IV, 1857).

[89] — Parallèle morphologique entre les Euphorbes charnues et les Cactées (*Miscel. in l'Illustration horticoles* IV, 1857).

[90] **Lemoine** (P.). — Etudes géologiques dans le Nord de Madagascar (*Annales Hébert* III, Paris).

[91] **Linné** (C.). — Hortus Cliffortianus (Amstelædami, 1737).

[92] — Flora Zeylanica (Holmiæ, 1747).

[93] — Species Plantarum (Holmiæ, 1762).

[94] — Genera Plantarum (Holmiæ, 1764).

[95] — Systema Vegetabilium (Gottingæ, 1784).

[96] — Amœnitates academicæ vol. 3 (Erlangæ, 1787).

[97] **Mattei** (G.-E.). — Frammenti di Morphologia florale. I *Euforbiacee* (*Malpighia*, XXII, 1908).

[98] **Montemartini** (L.). — Intorno alla anatomia e fisiologia del tessuto assimilatore delle piante (*Atti dell'Ist. di Pavia*, II, 4, 1895.

[99] **des Moulins** (C.). — Description d'une nouvelle espèce d'Euphorbe (*Bull. Hist. Nat. Soc. Lin.*, Bordeaux I, n° 1, 1826).

[100] **de Necker** (J.). — Elementa botanica (Neowedæ, 1790).

[101] **Nicotra** (L.). — Contribuzione alla biologia florale del genere *Euphorbia* (*Borzi Contr. alla biol. veg.* I, 1894).

[102] **Noisette** (L.). — *Euphorbia Breoni* (*An. Flore et Pomone*, 1883, p. 189).

[103] **Oliver** (D.). — *Euphorbia Abbottii* Bkr. (*Hooker's Icones Plant*, n° 2347, 1894).

[104] **Owatari** (C.). — On the distribution of *Euphorbia Tirucalli* L. (*Bot. Magaz*, XI, Tokyo, 1897).

[105] **Palacky** (J.). — Catalogus Plantarum Madagascariensium (Pragæ, 1907).

[106] **Pax** (F.). — Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum system derselben (*Engl. Bot. Jahrbüch*, t. V, 1884).

[107] — *Euphorbiaceæ africanæ* II (*Engler's Bot. Jahrb.*, XIX, 1895).

[108] — *Euphorbiaceæ in* Engler et Prantl (*D. Natur. Pflanzenf.* III, 5, 1896).

[109] — Monographische Übersicht über die afrikanischen Arten aus der Sektion *Diacanthium* der Gattung *Euphorbia* (*Engler's Bot. Jahrb.*, XXXIV, 1904).

[110] — *Euphorbiaceæ africanæ* X (*Englers Bot. Jahrb.*, XLIII, 1909).

[111] — et **Rosenthal** (K.). — *Euphorbiaceæ additamentum* (*Pflanzenreich*, n° 68, 1919).

[112] **Perrier de la Bathie** (H.). — Observations sur le *Pirahazo* (*Euphorbia Pirahazo* Jum. (*Bul. Econ. Mad.*, 10e an., n° 2, 1910).

[113] — Au sujet de la répartition géographique des Chlénacées. (*Bul. Soc. Bot. Fr.*, LXVII, 1920).

— Voir H. Jumelle et —.

[114] **du Petit Thouars** (A.). — Herborisations à l'Ile de France commencées le 8 avril 1793 (*Manusc. Bib. Lab. Phanérog. Muséum*, Paris, s. d.).

[115] — Esquisse de l'histoire des plantes des îles de France et Bourbon ou catalogue des plantes qui y croissent (*Manusc. Bib. Lab. Phanérog. Muséum*, Paris, s. d.).

[116] — Observations sur les plantes des Iles australes d'Afrique adressées à M. de Lamarck (1801).

[117] **Planchon** (J.-E.). — La vraie nature de la fleur des Euphorbes expliquée par un nouveau genre d'Euphorbiacées (*Bul. Soc. Bot. Fr.*, VIII, 1861).

[118] **Plukenet** (L.). — Phytographia (Londini, 1661 à 1696).

[119] — Almagestum Botanicum (Londini, 1696).

[120] **Poiret** (J.-L.-M.). — Encyclopédie méthodique (Supp. II, 1811).

[121] **Poisson** (H.). — Note sur les plantes à caoutchouc et à latex du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar (*Rev. Gén. Bot.*, XXI, 1909).

[122] — Recherches sur la Flore méridionale de Madagascar (*Thèse Fac. Sc. Paris*, 1912).

[123] **Prudhomme** (E.). — Le caoutchouc sur la côte est de Madagascar (*Rev. de Madag.*, 1899).

[124] **Rebut.** — *Euphorbia Fournieri* (*Lyon horticole*, 1893 et *Rev. horticole*, 1896).

Redouté (A.-J.). — Voir A.-P. de Candolle et —.

[125] **Reichenbach** (L.). — Illustrationes Floræ Germanicæ... V. (Lipsiæ, 1844).

[126] **van Rheede** (H.). — Hortus Indicus Malabaricus (Amstelodami, 1778).

[126 bis] **Ridley** (H.-N.). — On Endemism and the Mutation Theory (*An. Bot.* XXX, 1916).

Rosenthal (K.). — Voir F. Pax et —.

[127] **Rumph** (G.-E.). — Herbarium Amboinense (Amstelædami, 1750).

[128] **Schaarschmidt** (J.). — Die Sphärokrystalle der Euphorbiaceen, Rutaceen, Urticaceen und Palmen (*Magyar növényt. Lapok*, 1881).

[129] **Schinz** (H.). — Zur Kenntniss der Flora der Aldabra Inseln. (*Verhand. d. Senckenberg. naturf. Gesells.* Bd. XXI, 1897).

[130] **Scopoli.** — Flora Carniolica. Vindobonæ, 1771.

[131] **Shreve** (E.-B.). — Transpiration and Absorption by Roots of fleshy *Euphorbias* (*An. Rep. Dir. Dpt. Bot. Research. Carnegie Inst. of Washington Desert Laboratory Tuscon* (*Arizona*) 1919).

[131 bis] **Sinnot** (E.-W.). — The « Age and Area » Hypothesis and the Problem of Endemism (*An. Bot.* XXXI, 1917).

[132] **Sinnott** (E.-W.) and **Bailey** (J.-W.). — Investigations of the Phylogeny of Angiosperms. 4. The Origin and Dispersal of herbaceous Angiosperms (*An. Botany* XXVIII, 1914).

[133] **Sloane** (H.). — Catalogus plantarum Insulæ Jamaicæ (Londini, 1696).

[134] **Solereder** (H.). — Systematische Anatomie der Dicotyledonen (Stuttgart, 1899). — Ergänzungsband (id., 1908).

[135] **Spach** (E.). — Histoire naturelle des végétaux II. (Paris, 1834).

Spœhr (H.-A.). Voir D.-Mac Dougal et —.

[**136**] **Sprengel** (C.). — Caroli Linnæi Systema Vegetabilium (Gottingæ, 1826).

[**137**] **Stapf** (O). — *Euphorbia lophogona* (*Curtis Bot. Magaz.*, 4ᵉ ser., II, CXXXII, 1906).

[**138**] **Thonner** (F.). — Die Blütenpflanzen Afrikas (Berlin, 1908).

[**139** **Pitton Tournefort** (J.). — Institutiones Rei herbariæ (Parisis, 1719).

[**140**] **Viguier** (R.). — Sur quelques plantes du travertin de Sézanne (*C. R. Ac. Sc.*, CXLV, 1907).

[**141**] — Géographie botanique de Madagascar (*Agricult. prat. pays chauds*, 1914).

— Voir M. Dubard et —.

[**142**] **Wetterwald** (X.). — Blatt und Sprossbildung bei den Euphorbieen und Cacteen (*Nov. Act. Leop. Carol. Deutsch. Acad. der Natur.* Bd. 53).

[**143**] **Willdenow** (C.-L.). — Caroli a Linné Species plantarum exhibentes... (Berolini, 1797-1810).

[**144**] **Willis** (J.-C.). — The Evolution of Species in Ceylan, with reference to the Dying out of Species (*An. Bot.* XXX, 1916).

[**145**] — The Relative Age of Endemic Species and other controversial Points (*An. Bot.* XXXI, 1917).

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
1re PARTIE : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(*suite*)

Lignier a adopté le terme de *Cœnoptéridées* par lequel M. Seward désigne les deux groupes des *Botryopteris* et *Zygopteris*, groupes à types anciens (generalised). Mais, comme le fait remarquer M. Bertrand : « la plupart des Botryoptéridées et des Zygoptéridées sont des types trop spécialisés pour mériter le qualificatif de Fougères généralisées » (1). Reste le terme *Primofilices* créé par N. Arber pour suggérer l'idée de l'ancienneté de ces Fougères ; mais, parmi les Primofilices, les Botryoptéridées et Zygoptéridées ne constituent qu'un groupe important. O. Lignier éloigne résolument des Primofilicées les Cœnoptéridées qui « ont l'appareil végétatif et l'appareil sporangial d'un groupe filicinéen déjà très élevé en organisation et ne sont donc pas des Primofilicées », (2) dans le sens de Lignier, c'est-à-dire des Fougères anciennes et primitives.

L'attribution des genres aux deux familles et aux diverses séries ou groupes dans ces familles ne va pas sans difficultés. M. Scott dans ses *Studies* et M. Seward dans *Fossil plants* rangent parmi les Botryoptéridées les *Botryopteris*, *Grammatopteris*, *Tubicaulis* : la stèle est un cylindre ligneux plein homogène (protostèle), structure considérée comme primitive par la plupart des paléobotanistes. Mais M. P. Bertrand émet l'idée que cette structure pourrait n'être primitive qu'apparemment et résulter de la condensation d'une stèle étoilée (astérostèle). Le point de vue spécial où se place M. Bertrand est celui de la structure des traces foliaires ; ses études comparées de coupes très nombreuses lui ont permis de préciser la définition des genres, d'en créer de nouveaux et d'établir des séries parallèles parmi les Zygoptéridées. Autant que ce sera possible la classification de l'avenir devra tenir compte des caractères anatomiques des frondes et des tiges, des caractères morphologiques et, comme l'indique excellemment O. Lignier dans son mémoire sur le *Stauropteris*, elle devra tenir compte aussi des appareils sporangifères : « Dans le groupe même des Cœnoptéridées, les appareils sporangifères ne sont pas connus dans tous les genres. Ce qu'on en sait cependant semble permettre d'y établir dès maintenant au moins trois familles : celle des *Diplolabidées* à sporanges sans anneau nettement délimité, celle des *Botryoptéridées* à anneau unilatéral et celle des *Zygoptéridées* à anneau complet... » (1)

---

(1) Cf. P. BERTRAND, *op. cit.*, *Progressus*, IV, pp. 217-301, 1912. — Cf. E. A. N. Arber, *Devonian floras*, p. 84, note infrapaginale.

(2) O. LIGNIER : Le *Stauropteris oldhamia* Binney et les Cœnoptéridées (*Soc. bot. France*, Mém. 24, pp. 24-30, 1912).

G. *Botryopteris*. — B. Renault a défini le genre *Botryopteris* par la figure en ω renversé que dessine la masse libéro-ligneuse sur une coupe transversale des pétioles. La trace foliaire botryoptéridienne comprend une pièce principale (branche médiane de l'oméga) et une pièce réceptrice, plus volumineuse, entourant la pièce principale vers l'extérieur et constituant les branches latérales. La chaîne principale est une chaîne binaire fermée ; par ce caractère et par la réduction du faisceau postérieur, comme aussi par l'absence de crosses enroulées, la pièce principale de la trace botryoptéridienne se distingue de la portion homologue de la trace anachoroptéridienne. Par la présence d'une pièce réceptrice différenciée sur ses marges, la trace botryoptéridienne est plus compliquée que la trace anachoroptéridienne (2).

Le *Botryopteris antiqua* Kidston a été découvert dans le *Culm* de Pettycur, près Burntisland (Ecosse). M. Kidston en a donné une description en 1908 (1). De nouveaux matériaux d'étude de même provenance ont permis à Miss Benson (2) d'apporter des précisions sur les traces foliaires, la structure de la stèle et les aphlébies. L'auteur insiste sur l'accroissement en diamètre de la tige avec l'âge, accroissement *pseudo-secondaire* qui est dû en partie au cloisonnement de cellules-mères. Ce processus est fréquent : on le rencontre dans la tige du *Metaclepsydropsis duplex* et du *Diplolabis Rœmeri*. La trace foliaire est émise sous la forme d'une masse ligneuse ovale à protoxylème mésarque, voisin du bord antérieur. Puis le protoxylème se rapproche de ce bord, il devient endarque et affecte la forme d'une cupule dans le pétiole. Miss Benson n'accepte pas l'hypothèse qui ferait dériver le type *Botryopteris* du type *Anachoropteris* ; la trace foliaire des *Botryopteris* les plus récents est plus évoluée que celle du *B. antiqua*, la plus ancienne forme du genre.

---

(1) O. LIGNIER *op. cit.*, 1912, pp. 28 et 29.

(2) C. Eg. BERTRAND et F. CORNAILLE. Les caractéristiques de la trace foliaire botryoptéridienne. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CX. pp. 1019-1023, 25 avril 1910).

Miss Benson a signalé des sporanges, dont l'anneau est du type osmondacéen : ils ont été décrits également par M. Scott (3) d'après un specimen de Pettycur et par F. Pelourde (4) d'après un échantillon du *culm* d'Esnost, près d'Autun. Ils sont de part et d'autre en association avec le *B. antiqua*.

Miss Nellie Bancroft (5) a reconnu, parmi les pétioles et tiges du *Rachiopteris cylindrica*, provenant de l'« Halifax Hard bed » des *Lower Coal Measures* d'Halifax et Huddersfield, deux types bien caractérisés : un type α à bois bien développé, à écorce sans lacune, paraissant différencié extérieurement un parenchyme chlorophyllien ; un type β caractérisé par la réduction du bois et du tissu scléreux et la présence dans l'écorce d'un parenchyme lacunaire.

---

(1) R. Kidston : On a new species of *Dineuron* and of *Botryopteris* from Pettycur, Fife. (*Trans. Roy. Soc. Edinburg*, XLVI, pt. II, p. 361, 1908).

(2) M. Benson : New observations on *Botryopteris antiqua* Kidston, (*Annals of Botany*, XXV, pp. 1045-1057 ; pl. LXXXI-LXXXIII ; 2 text-fig. ; oct. 1911). — P. Bertrand : *Progressus rei botanicæ*, IV, II Hft, 1912, pp. 233-234.

(3) D. H. Scott : Sporangia attributed to *Botryopteris antiqua* Kidston. (*Annals of Botany*, XXIV, pp. 819-820 ; 1 fig. ; oct. 1910).

(4) F. Pelourde : Observations sur quelques végétaux fossiles de l'Autunois. (*Ann. Sc. Nat.*, N. S., *Botanique*, XI ; pp. 364-371 ; 9 fig. dans le texte, 1910).

(5) Bancroft N. : A contribution to our Knowledge of *Rachiopteris cylindrica* Will (*Ann. of Botany*, XXIX, oct. 1915, pp. 531-565 ; pl. XXVI et XXVII).

L'auteur est d'avis qu'il s'agit de plantes amphibies dont le type α représenterait un individu aérien et le type β un spécimen aquatique.

Le *Rachiopteris cylindrica* est très voisin des *Botryopteris antiqua*, *B. ramosa*, *B. hirsuta*. Ces quatre espèces forment ensemble un groupe : le *R. cylindrica* présente dans la trace foliaire un stade intermédiaire entre le *B. antiqua* d'une part et les *Botryopteris* à traces tridentées (*B. ramosa*, *B. hirsuta*), d'autre part, tandis que le *Botryopteris forensis* est plus éloigné des autres *Botryopteris*.

Suivant qu'on adopte la théorie de la protostèle primitive à protoxylème exarque ou endarque, ou la théorie de l'astérostèle, la stèle du *R. cylindrica* se présente comme étant déjà éloignée du type primitif ancestral de structure stélique.

N. Bancroft conclut également que, vu le mode identique d'origine des branches et des frondes du *R. cylindrica*, la tige et la feuille sont des ramifications homologues d'un système primitivement non différencié et dichotomique ; ainsi se trouverait vérifiée l'hypothèse de Potonié, Hallier, Lignier, Tansley, Bertrand. Le lecteur trouvera un résumé succinct de cette question de l'origine de la fronde chez les fougères dans l'article synthétique de M. Bertrand sur les Fougères anciennes (1).

G. *Anachoropteris*. — En 1845, Corda publia quelques descriptions de plantes à structure conservée des sphérosidérites de Bratz-Radnitz (Bohême) : *Anachoropteris pulchra*, *Chorionopteris gleichenoides*, *Calopteris dubia*. Les sores, que Corda nomma *Chorionopteris gleichenoides* sont situés sur des pinnules non modifiées, ils appartiennent au *Calopteris dubia* et par suite à *l'Anachoropteris pulchra* dont le *C. dubia* provient par division, d'après M. Kubart (2).

G. *Tubicaulis*. — On connaissait jusqu'ici trois espèces de *Tubicaulis*, le *T. solenites* Cotta, du Permien de Chemnitz, le *T. dubius* Cotta d'origine incertaine et le *T. Sutcliffi* Stopes, du houiller du Lancashire. MM. C. E. et P. Bertrand (3) ont reconnu une nouvelle espèce, le *Tubicaulis Berthieri*, qui provient probablement du Permien d'Autun. Le stipe de cette espèce est relativement gros, sa masse libéro-ligneuse simple, très grêle se montre constituée surtout de trachéides multiaréolés ; les groupes de protoxylème sont exclusivement externes marginaux, et il n'y a ni zone cambiale, ni formations secondaires. L'axe libéro-ligneux est entouré d'une écorce, dont la zone interne épaisse contient des cellules glandulaires, qui deviennent très nombreuses et très grosses vers l'extérieur. La disposition des traces foliaires paraît être pseudo-verticillée : ces traces tubicaules ont pour caractéristiques l'écartement des marges de la bande ligneuse, marges à groupes trachéens très nets, le refoulement en arrière des pièces réceptrices, ici particulièrement accusées et relativement développées. Les auteurs insistent sur la différenciation du liber des traces : les bandes de grands tubes criblés antérieure et postérieure sont bien différentes des cellules criblées nombreuses et petites qui flanquent la trace à droite et à gauche, contre les réceptrices. Cette disposition contraste avec celle des régions homologues des *Anachoropteris* ; elle manifeste un caractère zygoptéridien, effacé chez les *Anachoropteris*.

---

(1) P. Bertrand in *Progressus* IV, 1921, pp. 278-281.

(2) B. Kubart : Ein Beitrag zur Kenntnis von *Anachoropteris pulchra* Corda. (Eine Primofilicineenstudie) (*Anz. Ksl. Ak. Wiss. Wien*. LIII. Sitz vom 2 III. 1916).

(3) C-Eg. Bertrand et Paul Bertrand : Le *Tubicaulis Berthieri*, sp. nov. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, XXIV, pp. 49-92 ; pl. I-III, 1912).

L'étude de la trace foliaire conduit donc à placer les *Tubicaulis* parmi les Zygoptéridées, tandis que l'examen de la stèle (cylindre plein homogène) de leurs tiges les classe à côté des *Botryopteris*.

G. *Diplolabis*. — En même temps qu'il signale dans un nodule dolomitique du *Culm* de la région de Rudelstadt (Basse-Silésie), un rachis de *Diplolabis Rœmeri* Solms et un rachis de *Stauropteris* sp., M. O. Hörich (1) note dans ce même nodule la présence d'un sore, formé de cinq sporanges ressemblant à ceux que Bernard Renault, dès 1896, attribuait avec vraisemblance à son *Diplolabis forensis*. Ces sporanges ovoïdes sont groupés autour d'un réceptacle comme centre et sont libres les uns des autres. On ne leur reconnaît pas d'anneau.

En 1892, Solms Laubach donna le nom de *Zygopteris Rœmeri* à des pétioles isolés du *Culm* de Falkenberg (Silésie). Renault en recueillit de semblables qu'il désigna sous le nom de *Diplolabis*

---

(1) O. Hörich : Einige strukturbietende Pflanzenreste aus deutschen Culm und Devon. (*Jahrb. d. Königl. Preuss. Geolog. Landes.*, XXXVI, Th. I, Hft. 3, S. 508-516, Taf. 28, Fig. 1-3, 1915).

esnostensis, dans le *Culm* d'Esnost près d'Autun. M. Paul Bertrand a reconnu (1909) que le spécimen étudié par Renault était identique à ceux de Falkenberg. Le *Diplolabis Rœmeri* du *Culm* de Pettycur (Ecosse) a fait l'objet d'un mémoire de M. Gordon (1). Le rhizome est de section circulaire, le centre en est occupé par une masse ligneuse de trachéides réticulées, mais différenciée en une zone interne à éléments courts et étroits et une zone externe à éléments longs et larges. L'écorce n'a pas de sclérenchyme. Ce rhizome a de très longs entrenœuds, se ramifie souvent dichotomiquement. Les frondes s'espacent à de longs intervalles, elles sont sans doute bipinnées. La trace pétiolaire, à sa sortie de la stèle, est ovoïde, offre deux pôles internes et ressemble à celle du *Clepsydropsis*. A un niveau plus élevé, la trace ressemble à celle du g. *Zygopteris* et plus haut encore elle présente l'aspect de la trace pétiolaire du g. *Diplolabis* i. e. la forme d'un X à extrémités recourbées vers l'intérieur. On peut dès lors considérer les *Clepsydropsis* et les *Dineuron* comme provenant d'un ancêtre commun, dont seraient également dérivées les *Osmondacées* et comme ayant donné naissance dans deux directions différentes aux diverses formes de Zygoptéridées (2).

G. *Metaclepsydropsis*. — Le *Metaclepsydropsis duplex* a été découvert dans le Carbonifère inférieur de Burntisland (Ecosse) et décrit par Williamson (1871). M. Gordon a publié sur le *M. duplex* un mémoire remarquable (3). La tige offre une structure rappelant celle de l'*Ankyropteris corrugata* ; le centre de la masse ligneuse cylindrique est occupé par des trachéides et des cellules à parois minces (moelle mixte) ; un anneau de trachéides réticulés entoure la moelle mixte. Les traces foliaires sortantes ont une masse ligneuse ovoïde, à deux groupes endarques de protoxylème, comme dans le g. *Diplolabis*. *Met. duplex*, comme *Diplolabis*, a des pennes quadrisériées. La masse ligneuse du pétiole primaire ressemble à une clepsydre, est profondément étranglée en sa région médiane.

---

(1) W. T. Gordon : On the structure and affinities of Diplolabis Römeri (Solms) (*Trans. Roy. Soc. Edinburg*, XLVII, pp. 711-736, 4 pl. 1911). — P. Bertrand in *Progressus rei botanicæ*, IV, II Hft, 1912, pp. 219-221 et pp. 236-238, fig. 11-14 et 29-30.

(2) Voir à ce sujet F. Pelourde, *Paléontologie végétale*, pp. 297-303, fig. 76.

(3) W. T. Gordon : On the structure and affinities of *Metaclepsydropsis duplex* Will (*Trans. Roy. Soc. Edinburg*, XLVIII, pt I, n° 8, 1911).

L'étranglement médian de la trace foliaire en forme de sablier est très accusé chez le *M. paradoxa* Unger, provenant de Saalfeld et dont l'étude a été reprise par M. Bertrand. « Le genre *Metaclepsydropsis* est très probablement dérivé du genre Clepsydropsis par ouverture des boucles périphériques et étranglement de la trace foliaire en son milieu (1). »

G. *Ankyropteris*. — L'espèce *Zygopteris Grayi* a été établie en 1888 par Williamson sur quelques spécimens d'un nodule des *Lower Coal Measures* d'Oldham. Depuis, M. Lomax a découvert à Shore Littleborough (Lancashire) un excellent échantillon dont M. Scott a donné l'analyse (2). Le tissu central de la stèle est du type mixte (trachéides et parenchyme) ; la masse ligneuse est en étoile. Les feuilles sont disposées suivant le type $\frac{2}{5}$; la ramification est axillaire. M. Scott insiste spécialement sur la présence dans la trace foliaire de « boucles périphériques » qui caractérisent, d'après M. P. Bertrand, le genre *Ankyropteris*. « Deux lames ligneuses étroites ou *filaments*, composées de très petits éléments scalariformes, réunissent les renflements récepteurs des deux antennes d'un même côté. Ce sont les *lames ligneuses externes* de Renault. Elles forment deux boucles ligneuses fermées, *boucles périphériques* de Williamson, aplaties et recourbées, remplies par une mince couche de cellules à parois minces (3). » Le *Zygopteris diupsilon* Will., auquel M. Kidston avait cru pouvoir identifier le *Z. Grayi* (4), ne possède pas les deux boucles périphériques et doit être, selon les vues de MM. Bertrand et Scott, rapporté au nouveau genre *Etapteris* P. Bertrand.

G. *Etapteris*. — La trace ligneuse pétiolaire affecte la forme de la lettre grecque H, possède une *apolaire médiane* ou lame ligneuse horizontale ; à chaque extrémité de cette lame, une file de vaisseaux (*pédoncule*) la relie à une masse ligneuse, ovale, renflée ou non à son extrémité. M. Bertrand (1) a distingué plusieurs espèces dans ce genre : *E. Tubicaulis* du calcaire carbonifère de Falkenberg (Silésie), *E. diupsilon*, *E. Scotti*, *E. shorensis* du houiller anglais, *E. Lacattei* du Permien d'Autun. *E. shorensis* a une trace foliaire plus fine, plus différienciée dans toutes ses parties que l'*E. Tubicaulis*. *E. diupsilon* est moins différencié que *E. Lacattei*.

---

(1) P. Bertrand : Nouvelles remarques sur la fronde des Zygoptéridées (*Mem. Soc. Hist. nat. Autun*, XXV, pp. 18-23, pl. I, fig. 7-10 ; pl. II, fig. 18, 1912).

(2) D. H. Scott : On a palæozoic fern, le *Zygopteris Grayi* of Williamson. (*Annals of Botany*, XXVI, pp. 1-69 ; pl. I-V ; january 1912).

(3) P. Bertrand : Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, p. 74. 1909.

(4) R. Kidston : Note on the petiole of *Zygopteris Grayi* Will. (*Ann. of Bot.*, XXIV, pp. 451-455 ; pl. 34, 1910).

Un fait intéressant à noter c'est que les fructifications de l'*Etapteris Lacattei* sont connues. En examinant les préparations originales du *Zygopteris Lacattei* de Renault, MM. Bertrand ont en effet reconnu que « les fins rameaux supportant les sporanges, présentent certaines particularités anatomiques qui permettent de les considérer en toute certitude comme des ramifications d'ordre supérieur de la fronde d'*Etapteris Lacattei* ». Les sporanges que Renault rapportait à cette espèce sont de grande taille, ovoïdes, effilés en pédicelle vers la base, réunis en groupes denses à l'extrémité des ramifications ultimes de la fronde fertile dépourvue de limbe ; les sporanges ont un anneau longitudinal complet à plusieurs rangées de cellules. Les sporanges de g. *Corynepteris* leur ressemblent beaucoup, mais sont sessiles et réunis plus régulièrement en sores. M. P. Bertrand tient même pour probable que les frondes du *Corynepteris coralloides* Gutbier se rattachent au genre *Etapteris* (2). Comme il a pu le constater sur un spécimen provenant des Mines de Lens (Pas-de-Calais), la fronde de cette fougère prenait naissance sur un rhizome horizontal ; le rachis primaire, garni d'aphlébies à la base, avait l'allure d'un axe cylindrique dressé verticalement et portait des rachis secondaires, insérés en disposition alterne suivant deux génératrices diamétralement opposées. Chaque rachis secondaire se bifurquait et ces deux branches étaient symétriques par rapport à un plan vertical passant par le rachis primaire.

G. *Botrychioxylon* Scott. — M. Scott avait, à diverses reprises (3), attiré l'attention sur un nouveau genre de *Botryoptéridées*, le g.

---

(1) P. Bertrand : Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, pp. 140-153 et Nouvelles remarques sur la fronde des Zygoptéridées, pp. 28-38.

(2) P. Bertrand : Relation des empreintes de *Corynepteris* avec les *Zygopteris* à structure conservée (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CLVIII, pp. 740-742, 9 mars 1914).

(3) D. H. Scott : On the structure of some Carboniferous Ferns (*Journal of the Royal Microscopical Soc.*, august 1906, p. 158). — (*Progressus rei Botanicæ*, I Hft., p. 181, 1907). — (*Studies in fossil Botany*, p. 318, 1909).

Botrychioxylon, découvert par M. Lomax dans un coal-ball des *Lower Coal Measures* d'Oldham (Lancashire). Le savant anglais a décrit en détail ce fossile (1). Le rhizome se ramifie dichotomiquement ; la stèle est simple, la moelle est du « type mêlé », c'est-à-dire que le parenchyme est entremêlé de petites trachéides de bois primaire et cette moelle est entourée d'une large zone de bois secondaire, à trachéides scalariformes. Cette structure de la stèle concorde bien avec celle de l'*Ankyropteris corrugata*, mais la zone périphérique de bois est primaire chez ce dernier, tandis que chez le *Botrychioxylon paradoxum*. M. Scott considère la zone épaisse de bois périphérique comme résultant du jeu d'un cambium donnant extérieurement un peu de liber. Le même rapport paraît exister d'une part entre les *Botryochioxylon* et les *Ankyropteris* anciens et d'autre part, dans la nature actuelle, entre le genre *Botrychium* à bois secondaire développé et le g. *Ophioglossum*. Renault, dès 1878, avait déjà remarqué les affinités des *Zygoptéridées* et des *Ophioglossées*, en se basant sur l'étude des sporanges. L'étude anatomique de la tige du *Botryhioxylon* confirme son opinion. M. Bower, dans son mémoire sur la médullation des *Ophioglossacées*, souligne la ressemblance frappante qui existe entre ce *Botrychioxylon* et une coupe d'un *Botrychium ternatum* atteint de traumatisme (2).

G. *Clepsydropsis*. — Deux espèces de *Clepsydropsis* (*C. Antiqua* Unger, du Dévonien supérieur de Thuringe et *C. kirgisica* Stenz. peut-être du Permien inférieur de l'Ouest de la Sibérie) ont été jusqu'ici reconnues en toute sûreté.

(A suivre)

---

(1) D. H. Scott : On *Botrychioxylon paradoxum* sp. nov. a Palaeozoic Fern with secondary wood. (*The Trans. of the Linnean Society. London*, 2e Ser., Bot. VII, pp. 373-389 ; pl. XXXVII-XLI. 1912).

(2) F. O. Bower : On the primary xylem and the origin of medullation in the *Ophioglossaceae*. (*Annals of Botany*, XXV, pp. 537-553 ; pl. XLV-XLVI ; july 1911).

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES
DU
VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(*suite*)

L'examen de ce tableau amène quelques remarques sur les conditions édaphiques qui déterminent la dominance locale de telle ou telle de ces espèces sociales : les faciès 1, 2 et 3 correspondent à des Chênaies où l'humus forestier est encore assez épais tandis que les faciès 4 et 5 représentent des Chênaies en voie de dégradation, où l'humus acide s'est formé en abondance par suite d'une exploitation abusive. Les faciès 6 et 7 se rapportent à des peuplements de Bouleaux ; le premier est surtout répandu sur les pentes des sables de Fontainebleau (Pl. 13, phot. 1 ; tome 33) où il succède à des Chênaies, le second apparaît souvent sur l'argile à meulière, sur les aires dénudées des carrières, en particulier.

Il faut encore signaler sur ces aires dénudées repeuplées par les Bouleaux un faciès plusieurs fois observé (bois des Garennes, Cne de Lainville, l'Hautie, Buttes de Rosne, etc.), et dans lequel le Bouleau blanc, en peuplement serré, ne présente dans son sous-bois que quelques colonies de *Convallaria*, de *Pirola minor* ou quelques touffes de *Carex pilulifera* éparses dans un tapis muscinal continu formé de *Scleropodium purum*, de *Stereodon cupressiformis* ou d'*Hypnum Schreberi*.

Par leur physionomie, leur stratification et une partie de leur cortège floristique, certains de ces petits bosquets rappellent les bois de Bouleaux de l'Europe septentrionale, tels le *Betuletum pubescentis* des Highlands d'Ecosse [220, 223], ou les bois de Bouleaux à sous-bois de Myrtille et de Mousses (*Vaccinium Myrtillus*-reicher Moosbirkenwald) décrits par Tengwall [226, p. 330], en Laponie suédoise, aux limites de la végétation forestière. Il faut remarquer que ces bois représentent là un type silvatique stable, développé sous l'étroite dépendance d'un climat extrême, tandis que dans les plaines et les basses montagnes de l'Europe tempérée, ces bois correspondent le plus souvent à un type secondaire transitoire, consécutif à des Chênaies ruinées et établi sur des sols appauvris : c'est, donc, d'une part, un groupement climatique et, d'autre part, un groupement édaphique.

Le faciès 1, avec son tapis de Géophytes vernales, fait le passage au taillis de Coudrier analysé plus haut, tandis que les faciès d'humus acide mènent aux associations de landes et bruyères ; le lien génétique qui unit la Chênaie de Chêne sessile à ces associations de landes et bruyères, se laisse facilement saisir lorsque l'on compare les phases successives de la dégradation forestière.

Les groupements intermédiaires, entre la forêt et la lande s'observent le mieux sur les plateaux d'argile à meulière où ils occupent de grandes surfaces.

Entre les arbres et les arbustes épars et sous leur couvert, Chênes (*Quercus sessiliflora* et *Q. pedunculata*), Houx, Genévrier, Pommier sauvage, Hêtre, Bouleaux, Bourdaine, Saule cendré, S. Marsault, Prunellier, Pin silvestre, Châtaignier (ces deux arbres subspontanés ou plantés), les espèces sociales forment des peuplements étendus : la Myrtille, la Callune, *Molinia cærulea*, *Pteris aquilina*, *Deschampsia flexuosa* sont en compétition active et leur dominance locale détermine des aspects saisonniers bien distincts.

En hiver, la Myrtille avec ses rameaux assimilateurs s'étend en larges plages vertes qui se différencient à distance des peuplements panachés de gris rosé et brun violacé de la Callune, des taches gris-jaunâtre de la Molinie ou des champs roussâtres que forment les frondes brisées de la Fougère Aigle. Au printemps, c'est la Myrtille qui rentre la première en végétation active et anime de ses fleurs carminées et de ses jeunes feuilles vert clair, ces landes arbustives, ainsi que les sous-bois des pentes siliceuses ; le déroulement, puis l'épanouissement des frondes du *Pteris* crée un autre aspect saisonnier auquel succèdent la floraison de la Callune et le développement des pigments d'arrière-saison qui marque le maximum de variété chromatique du groupement.

Parmi ces plantes sociales, une surtout, la Fougère Aigle a un rôle dynamique important. Cette plante qui, dans les taillis de Coudrier admet dans ses peuplements d'autres espèces sociales comme *Anemone nemorosa*, *Endymion nutans*, *Holcus mollis*, est ici le plus souvent dominante exclusive et tend à éliminer les autres espèces; dans les aires où cette Fougère végète en peuplements serrés, ses frondes mortes s'entassent au-dessus du sol en une couche très dense qui se décompose lentement. Dans ses études sur l'écologie des bruyères de l'Angleterre orientale, P. Farrow [99] a montré que sous cet écran de frondes mortes l'intensité lumineuse pouvait s'abaisser jusqu'à $\frac{1}{60}$ et $\frac{1}{96}$ de ce qu'elle est à découvert : on peut donc admettre que l'action destructrice de la Fougère Aigle, vis-à-vis des peuplements de *Calluna* est due en partie à la réduction considérable de l'intensité lumineuse qui résulte de l'interposition d'un écran aussi opaque. On observe, d'ailleurs, très souvent, à la limite des peuplements de ces deux espèces, une « zone de contestation » où de nombreux pieds morts ou dépérissants de *Calluna* sont masqués par les frondes couchées et brisées du *Pteris*.

En mélange, avec ces espèces sociales on retrouve dans les groupements intermédiaires entre la Chênaie et la lande, la plupart des espèces nommées dans les listes de la Chênaie, ainsi qu'un grand nombre des éléments qui sont cités à propos des associations de landes et bruyères.

Je me bornerai à donner ici un relevé provenant du bois de la Bucaille, C^ne^ d'Aincourt.

La végétation arborescente, très clairsemée, comprend des Chênes, le Chêne sessile abondant, des Bouleaux (*Betula pubescens* surtout), de rares Hêtres ; la strate arbustive, discontinue, comprend des individus épars de Houx, de Genévrier, de Bourdaine, de Saule cendré.

La strate herbacée et suffrutescente se décompose comme suit :

Grh	*Pteris aquilina*	pa	**Grh**	*Convallaria maialis*	r
H	*Agrostis vulgaris*	pa	**Grh**	*Anemone nemorosa*	pa
H	*Molinia cærulea*	**ldt**	**H**	*Potentilla Tormentilla*	abt
H	*Danthonia decumbens*	r	**Chl Ph)**	*Genista anglica*	r
Grh	*Calamagrostis Epigeios*	r	**H**	*Orobus tuberosus*	rr

H (Chl)	*Polygala serpyllacea*	rr	H	*Pulmonaria angustifolia*	r
H (Ch)	*Euphorbia amygdaloides*	r	Th	*Melampyrum pratense*	pa
H	*Hypericum pulchrum*	abt	Chh	*Veronica officinalis*	r
H	*Peucedanum parisiense*	r	H	*Centaurea nigra*	r
Chl (Ph)	*Calluna vulgaris*	ldt	H	*Serratula tinctoria*	rr
Chl	*Erica cinerea*	pa	H	*Hieracium rigidum*	r
Chl (Ph)	*Vaccinium Myrtillus*	abt			

La strate muscinale et lichénique, continue, comprend les espèces suivantes :

Cladonia rangiferina
C. furcata
Lophozia gracilis
Dicranum undulatum
Stereodon cupressiformis ericetorum
Scleropodium purum
Hypnum Schreberi

Des groupements analogues s'observent aussi sur les sables de Fontainebleau où ils renferment, suivant les conditions édaphiques et topographiques locales, des espèces de la bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* ou de la bruyère sèche à *Erica cinerea* ; sur les sables de Beauchamp et les alluvions anciennes, c'est avec ce dernier groupement ou avec le *Corynephoretum* que la Chênaie montre des rapports génétiques.

Dans leur ensemble, tous ces groupements intermédiaires entre la Chênaie siliceuse et les diverses associations de landes et bruyères correspondent exactement à ce que les phytogéographes anglais ont analysé sous le nom de *Oak-birch heath association* (223) ; les remarques générales formulées par ces auteurs, tant au point de vue statique qu'au point de vue dynamique, s'appliquent point pour point à ce que j'ai pu observer dans le Bassin de Paris concernant ces groupements mixtes. Dans toute l'Europe occidentale, d'ailleurs, la Chênaie « siliceuse » de Chêne sessile montre des rapports génétiques évidents avec les diverses associations de landes et bruyères et les oscillations dans l'extension relative des deux types de végétation auxquels elles correspondent — forêt de feuillus et lande — y sont déterminées, dans la grande majorité des cas, par l'action directe ou indirecte de l'Homme.

Je signalerai encore un petit groupement qui se développe en liaison étroite avec la Chênaie « siliceuse » : les fourrés à *Ulex europæus* et Ronces. C'est surtout à la lisière des taillis, le long des chemins de bois et dans les carrières abandonnées que s'observent ces fourrés. Avec l'Ajonc d'Europe et les *Rubus* (*Rubus ulmifolius* et *R.*

nitidus entre autres), on y rencontre la Bourdaine, le Prunellier, *Rosa arvensis*; la végétation herbacée et muscinale y reste toujours très pauvre et ne comporte aucun élément distinctif : ces fourrés sont homologues des broussailles signalées à propos de la Chênaie de Chêne pubescent, et représentent comme celles-ci, tantôt des stades régressifs, tantôt des stades progressifs (215).

*
* *

La végétation muscinale des bois siliceux mésophiles et méso-xérophiles se réduit, dans le taillis lui-même, à un petit nombre d'espèces ; ce sont surtout des grandes Mousses sociales dont le rôle dynamique et physionomique est important, mais dont la valeur discriminative reste faible.

Par contre, un grand nombre de Muscinées trouvent leur optimum écologique dans certaines stations enclavées dans ces bois siliceux ; les talus des chemins creux, les berges des sablières et des poches d'effondrement, d'une part, les bas-côtés et les ornières des chemins ombreux de l'argile à meulière, d'autre part, représentent les deux types principaux de stations favorables à l'installation et au développement de groupements où les Muscinées jouent le rôle prépondérant.

Ces groupements bien individualisés par un nombre important d'espèces spéciales, sont subordonnés topographiquement au couvert et en partie sous sa dépendance écologique, en tant que régulateur de lumière et d'humidité.

Les talus sablonneux et argilo-sablonneux frais sont les plus riches.

La liste suivante résume une trentaine de relevés se rapportant à ce type de station et provenant, pour la plupart, du niveau des sables stampiens :

**Haplozia lanceolata*	RR
**Lophozia exsecta*	R
L. exsectiformis	PC
L. gracilis	PC
L. ventricosa	C
L. excisa	R
**L. incisa*	RR
Lophocolea bidentata	C
Chiloscyphus polyanthus	PC
Cephalozia bicuspidata	CC
Cephaloziella rubella	PC
C. Starkii	C
C. Hampeana	R
Cincinnulus Trichomanis	CC
**Pleuroschima trilobatum*	R
Plagiochila asplenioides	C
Lepidozia reptans	C
**L. silvatica*	RR
Diplophyllum albicans	CC
**D. obtusifolium*	RR
Scapania nemorosa	C
Dicranella heteromalla	CC

Dicranum majus	PC	*Polytrichum formosum*	C
D. scoparium	CC	*Homalia trichomanoides*	PC
Campylopus flexuosus	PC	*Thuidium tamariscinum*	CC
Leucobryum glaucum	C	*Rhytidiadelphus loreus*	C
**Pohlia nutans*	PC	*Hylocomium brevirostre*	PC
Mnium hornum	CC	*Stereodon cupressiformis*	CC
M. undulatum	R	**Isopterygium elegans*	PC
M. affine	R	**Plagiothecium Rœseanum*	RR
Aulacomnium androgynum	C	*P. silvaticum*	PC
**Bartramia pomiformis*	C	*P. denticulatum*	C
**Webera sessilis*	R	*Brachythecium rutabulum*	C
**Buxbaumia aphylla*	R	*Eurhynchium Schleicheri*	R
Georgia pellucida	PC	*E. striatum*	C
Catharinea undulata	C		

Parmi les espèces localisées à peu près exclusivement dans ce groupement (marquées ici d'un astérisque), certaines ont des exigences écologiques très spéciales et ne s'installent, par suite, que dans certaines parties des talus : *Buxbaumia aphylla*, *Webera sessilis* s'établissent aux places dénudées et riches en humus, tandis que *Lepidozia silvatica*, *Isopterygium elegans*, *Diplophyllum obtusifolium* préfèrent le sable pur des petites cavités.

Quelques Fougères se rencontrent également sur ces talus : *Blechnum Spicant* y est fréquent, *Aspidium lobatum* et *A. angulare* plus rares. Le *Lycopodium clavatum* végète parfois sur ces talus et le rarissime *Equisetum silvaticum* y est strictement localisé (bois de Vaux).

Sur les talus siliceux humides de l'argile à meulière et de la base des sables de Fontainebleau, on rencontre avec une partie des espèces de la liste ci-dessus, des hygrophiles comme : *Pellia epiphylla*, *Sphagnum* sp. pl., *Dicranum Bonjeani* ; le passage s'établit ainsi aux talus tourbeux de l'Aulnaie à Sphaignes.

Au contraire, dans les parties les plus sèches des bois, sur les talus et les replats bien exposés, la plupart des Muscinées nommées dans cette liste s'effacent et l'on observe des espèces comme *Scleropodium illecebrum*, *Targionia hypophylla*, *Reboulia hemisphærica*, *Tortula subulata*, *Weisia viridula*, *Brachythecium velutinum*, *B. glareosum*, dont plusieurs ont une répartition nettement méridionale ; c'est là un petit groupement, rare d'ailleurs, qui paraît avoir une individualité bien marquée.

C'est également sur ces talus secs que l'*Asplenium Adiantum nigrum* et le *Sedum Cepæa* sont localisés ; le *Polypodium vulgatum* avec sa variété *serratum* RR s'y rencontre aussi, ainsi que le *Cystopteris fragilis*.

Dans les chemins ombragés qui sillonnent les plateaux d'argile à meulière, les eaux météoriques s'écoulent très lentement et, le plus souvent, se réunissent dans la dépression médiane de ces chemins ou dans les ornières ; dans les parties les mieux éclairées de ces chemins, on retrouve la plupart des espèces qui seront signalées dans l'association à *Cicendia filiformis*, tandis que les parties sombres ont quelques espèces en propre comme *Riccia bifurca* RR, *Blasia pusilla* R, *Catharinea angustata* C, *C. undulata minor* qu'accompagnent souvent les *Anthoceros*, *Fissidens exilis*, *Stereodon arcuatus*, *Mniobryum albicans*, *Pogonatum aloides*, *P. urnigerum*, *Thuidium Philiberti* ainsi que beaucoup des petites Hépatiques signalées plus haut dans la liste des talus siliceux frais.

2. — Taillis de Châtaigniers

C'est surtout sur les pentes des sables de Fontainebleau que le Châtaignier a été planté ; sur ces sables siliceux, profonds, bien drainés, il constitue des peuplements étendus et denses, exploités pour la confection des perches et des cercles de tonneaux : les arbres recépés tous les 9-12 ans en moyenne repoussent vigoureusement de souches (Pl. 14 ; tome 33) et donnent un couvert épais.

On rencontre également des Châtaigneraies sur les sables de Beauchamp, sur les sables de Marines ainsi que dans les parties bien drainées des plateaux meuliers ; des individus isolés se trouvent dans les bois siliceux des alluvions anciennes et sur les îlots décalcifiés des bois des pentes calcaires.

Nulle part spontané dans le Bassin de Paris — non plus que dans la France continentale, d'après Mathieu (171 bis) — le Châtaignier y est cultivé depuis très longtemps et les arbres plusieurs fois centenaires n'y sont pas rares ; je signalerai seulement ici les beaux Châtaigniers de la Chartre, d'Osny et du Caillouet de Marines.

La plupart des espèces calcifuges des taillis de Chêne sessile se retrouvent dans les Châtaigneraies ; mais le plus souvent, le couvert épais du taillis et la couverture de feuilles, très lente à se décomposer, réduisent le tapis herbacé et suffrutescent à un petit nombre d'espèces et d'individus ; si la plupart des faciès signalés à propos de la Chênaie siliceuse peuvent s'observer ici, ils sont toujours très appauvris. La Myrtille et la Canche (*Deschampsia flexuosa*) sont les seuls fréquentes parmi les plantes sociales des bois siliceux. Très souvent, le sous-bois est nul ou réduit à quelques taches muscinales.

Par contre, pendant la phase de lumière consécutive à l'exploitation du taillis, toutes les plantes calcifuges de clairières apparaissent, *Digitalis purpurea* et *Senecio silvaticus* en particulier.

La florule muscinale du taillis est peu variée et comprend les mêmes espèces que celle du taillis siliceux de Chêne ; *Polytrichum formosum*, *Campylopus flexuosus* sont surtout fréquents, mais l'espèce la plus remarquable est le *Leucobryum glaucum* qui est ici plus abondant et mieux développé que dans les autres groupements qu'il fréquente. Au pied des Châtaigniers, cette Mousse forme des coussinets profonds dont le diamètre atteint parfois 30 et 40 cm., tels ceux qui s'observent en Bretagne ou dans les Pyrénées occidentales, par exemple.

Ces touffes hébergent plusieurs Hépatiques, *Lophozia minuta*, *L. ventricosa*, *L. gracilis*, *Lepidozia reptans* entre autres.

Enfin, sur les souches pourrissantes, on observe, avec plusieurs des Muscinées qui seront signalées dans l'Aulnaie à Sphaignes, sur un substratum semblable (*Isopterygium silesiacum*, *Lophocolea heterophylla*, *Lepidozia reptans*, *Aulacomnium androgynum*, *Cincinnulus Trichomanis*) deux espèces, *Dicranum montanum* et *D. flagellare*, la première assez répandue, la seconde rare, et qui sont, toutes deux, presque exclusivement localisées ici dans les Châtaigneraies.

Etroitement lié à un substratum siliceux, le Châtaignier est accompagné dans son aire naturelle aussi bien que dans son aire culturale, d'un cortège essentiellement composé d'espèces calcifuges et l'on peut, par suite, constater un coefficient de communauté relativement élevé entre les Châtaigneraies artificielles du Bassin de Paris et les Châtaigneraies spontanées des Appenins [122] ou du versant Sud des Alpes [117].

(A suivre)

NOTE BIBLIOGRAPHIQUE

Dr M. LANGERON. — **Précis de Microscopie. Technique. Expérimentation. Diagnostic.** Troisième Edition entièrement refondue, avec 293 figures dans le texte. 1 vol. in-8°, XV-916 pp. Paris, Masson et Cie, 1921.

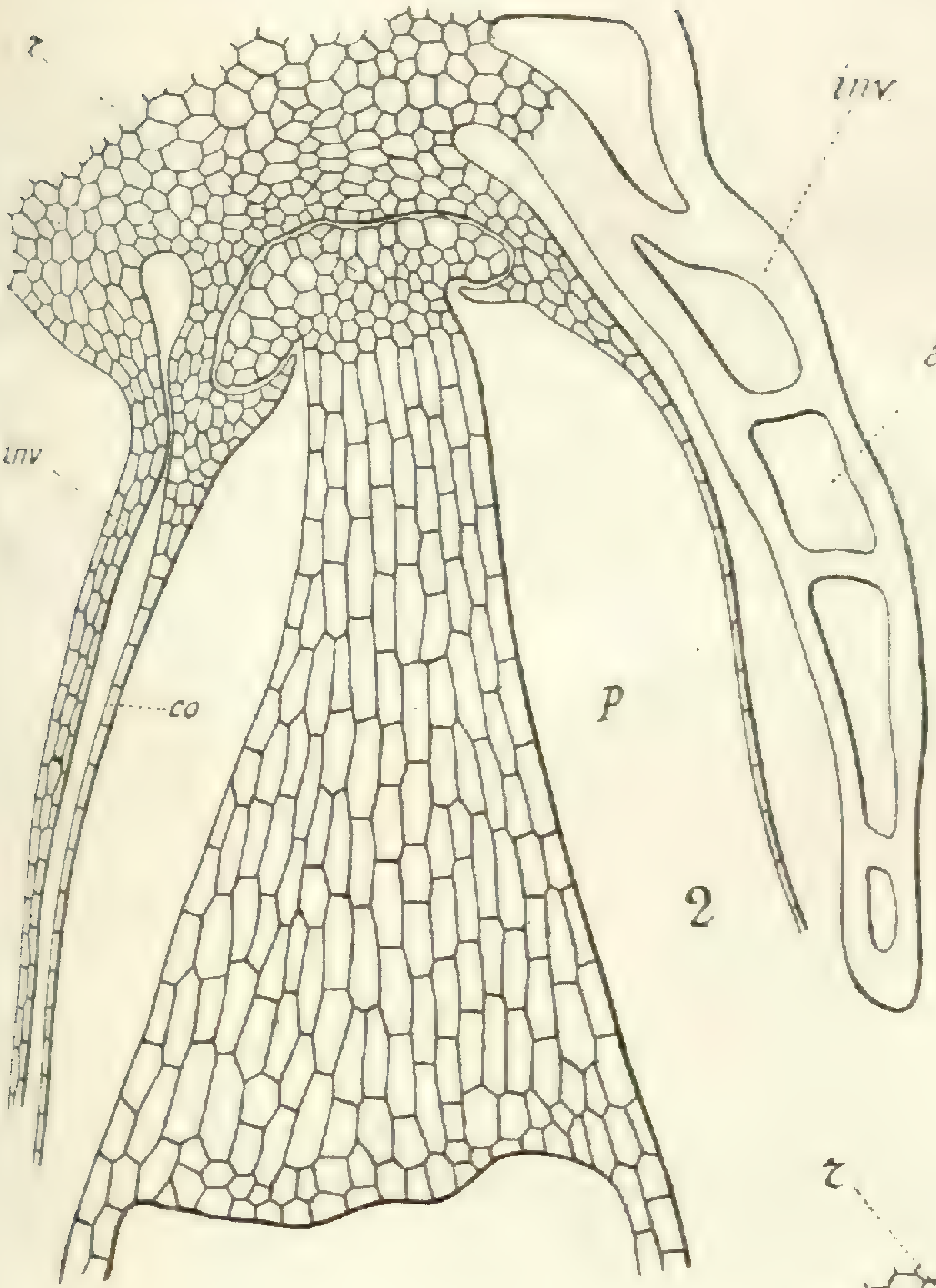
Dans une curieuse introduction, le Dr Langeron rappelle le souvenir de ces philosophes : Descartes, Spinoza, Malebranche, qui se plaisaient à tailler les verres d'optique. S'ils excellèrent dans cet art, l'auteur, de son côté, a vraiment réussi à faciliter l'emploi d'appareils et de méthodes, souvent fort compliqués, que la science moderne met à notre disposition. Son excellent Précis répond à un réel besoin, comme en témoigneraient, à l'occasion, les éditions successives dont nous présentons aujourd'hui la troisième.

Sans parler de nombreux détails relatifs au microscope et à son emploi, au montage des préparations, aux divers parasites animaux, à l'examen du sang, que les chercheurs retrouveront ici avec plaisir, ils pourront, de plus, consulter avec fruit cet ouvrage sur les récents perfectionnements apportés à la technique. Les chapitres consacrés aux procédés de fixation et de coloration devront retenir leur attention, car on y trouve avec une bibliographie soignée, l'indication de divers procédés mis au point pendant ces dernières années. Signalons également ce qui concerne la technique bactériologique. Les botanistes seront heureux de voir clairement exposées les récentes méthodes de M. Mirande pour la double coloration carmin-vert d'iode, de M. Coupin pour le montage des préparations, de M. Bugnon pour la coloration des coupes à l'aide des encres commerciales et de M. Baumgärtel pour l'étude des Cyanophycées. Nous ne saurions non plus passer sous silence les quelques pages consacrées à la pêche et à la conservation du plankton, car cette étude, trop délaissée jusqu'ici, est destinée à prendre une grande importance dans un avenir que nous souhaitons prochain.

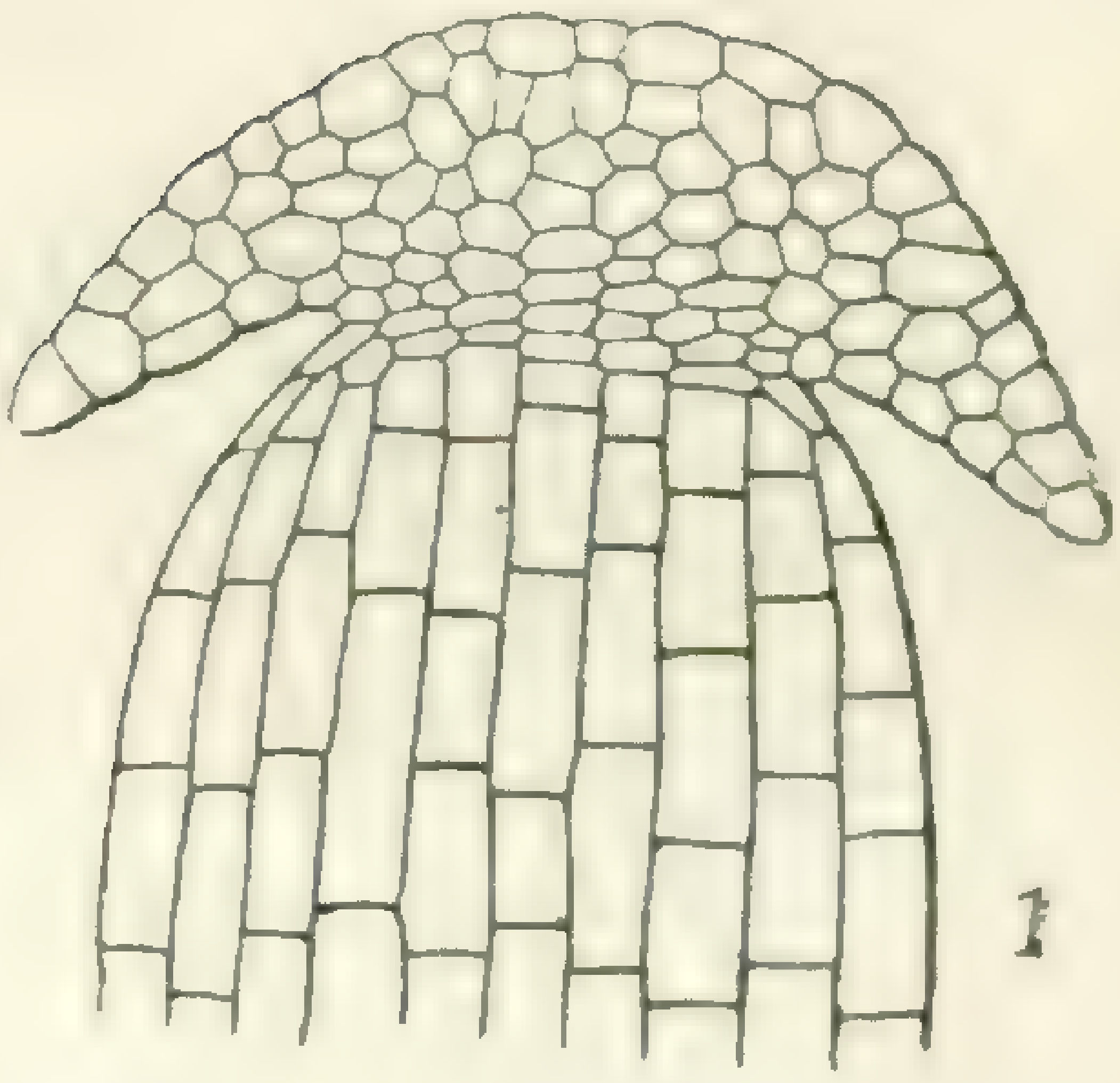
Tel qu'il est, et quoique écrit dans un but plus spécialement médical, ce Précis doit avoir sa place sur la table de tous les naturalistes, car les innombrables renseignements qu'il renferme ne sauraient, pour la plupart, être commodément retrouvés ailleurs. Il est le supplément indispensable des précédentes éditions.

A. DAVY DE VIRVILLE

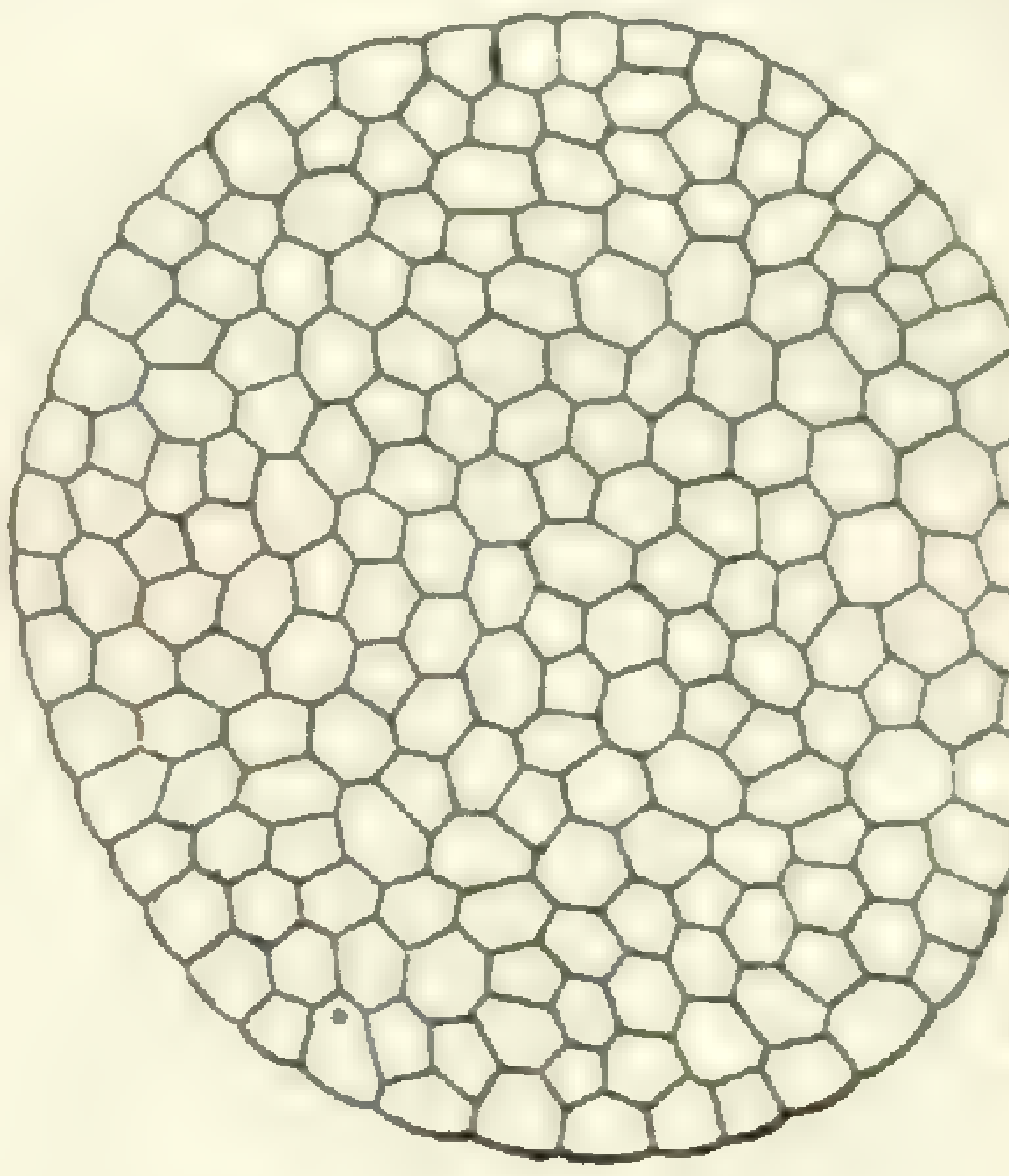
Nemours. — Imp. ANDRÉ LESOT. *Le Gérant :* Emile MICHAUDON


r
inv.
ae
inv
co
p

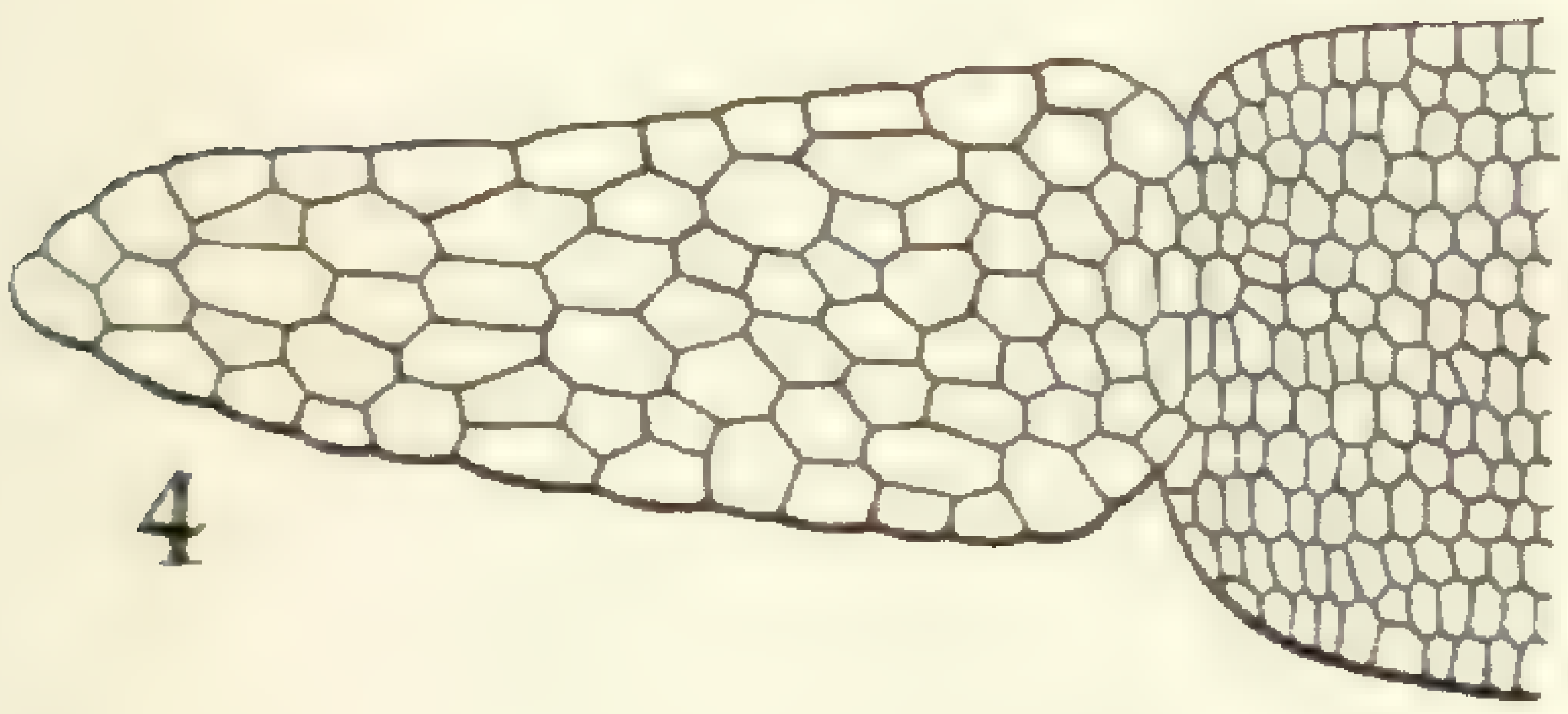
2



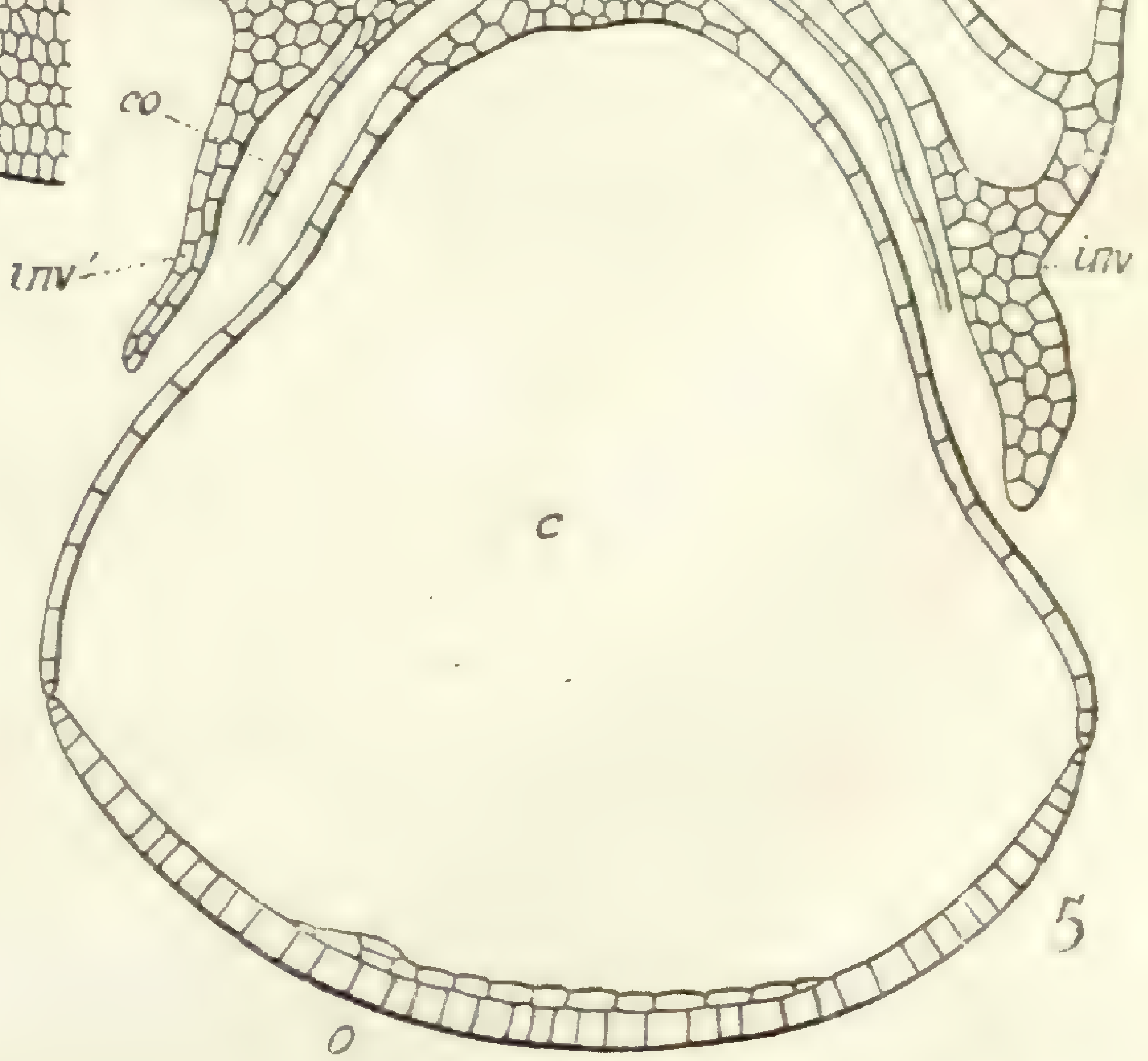
1



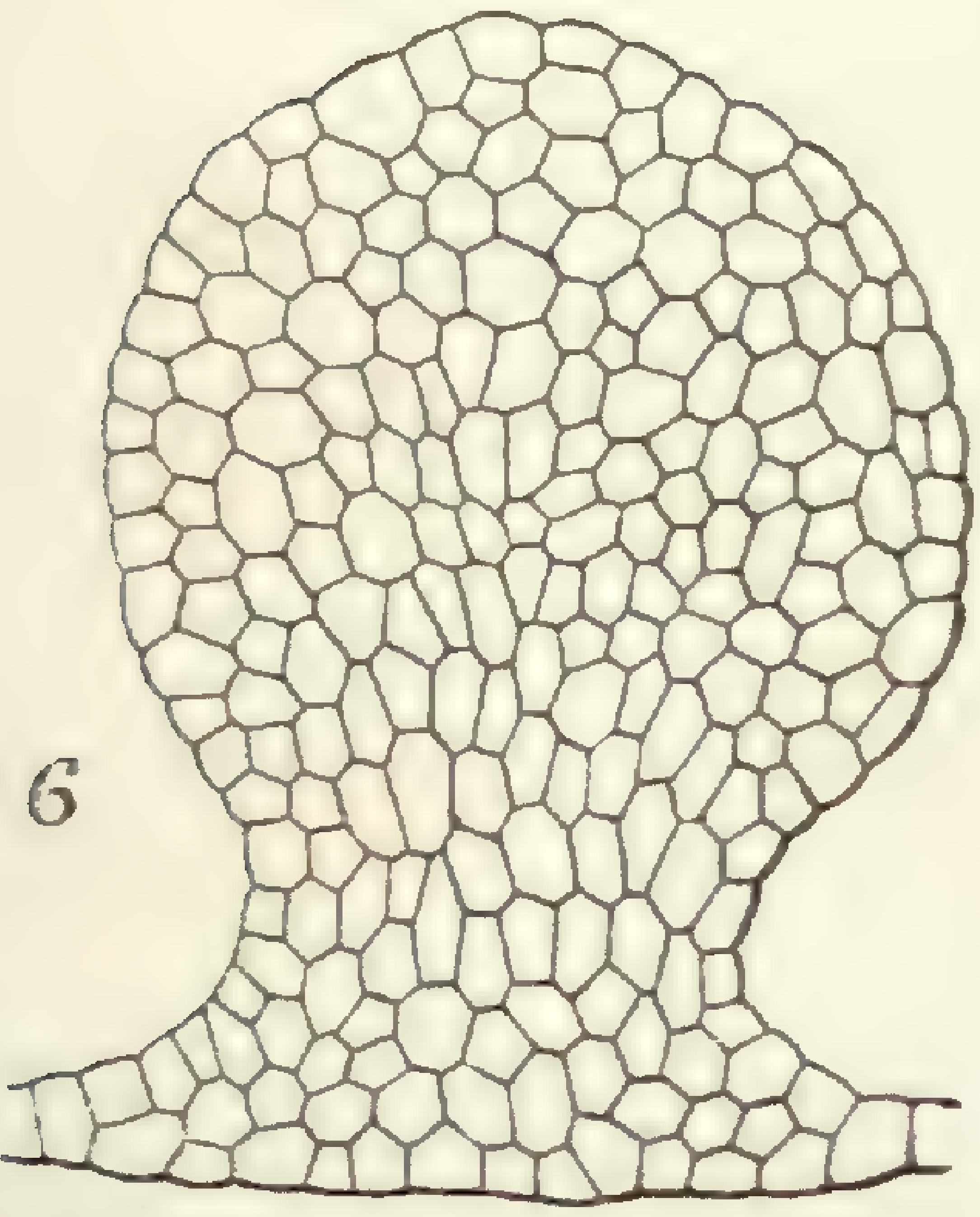
3



4


r
co
inv'
inv
c
o

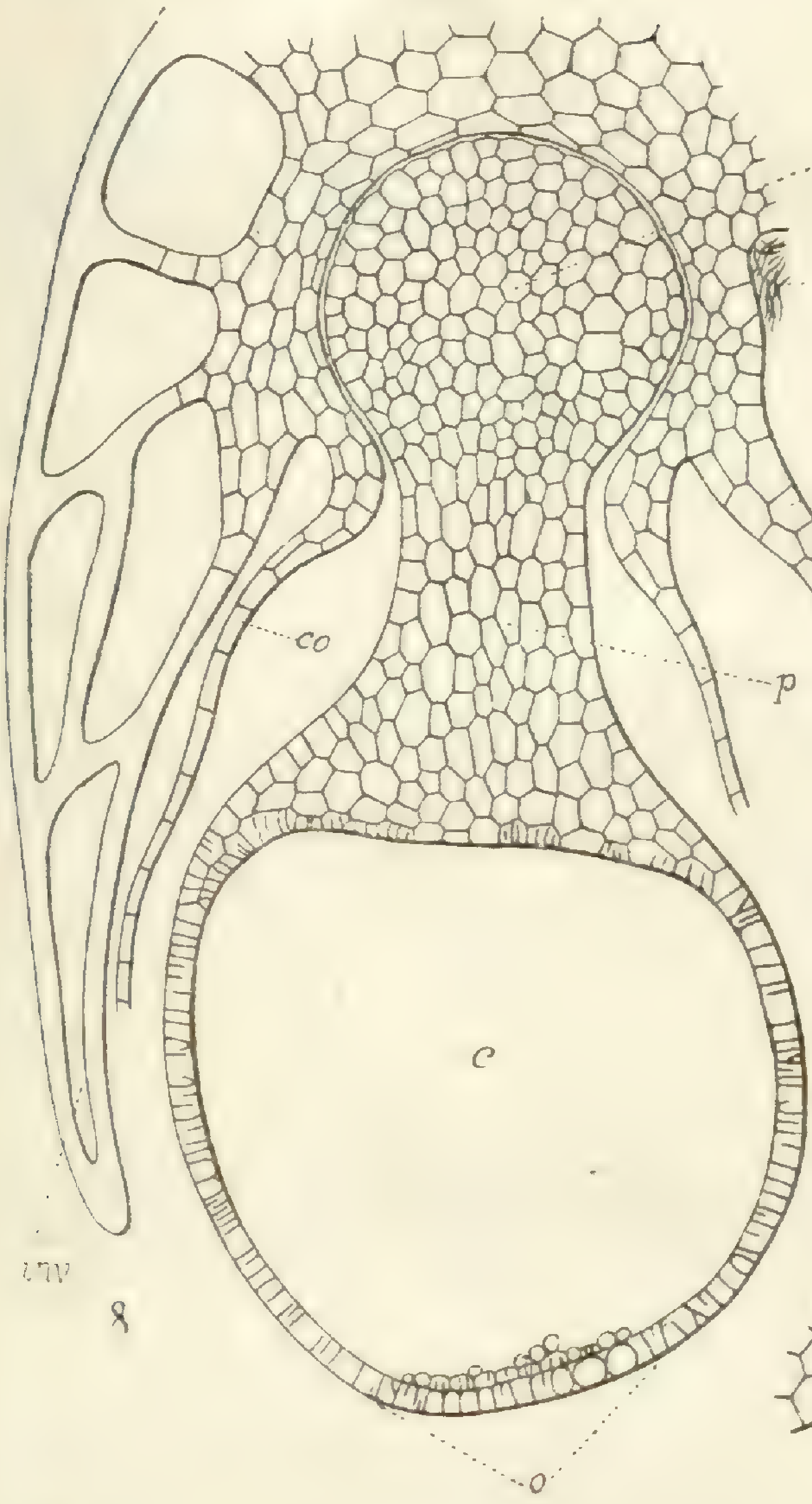
5



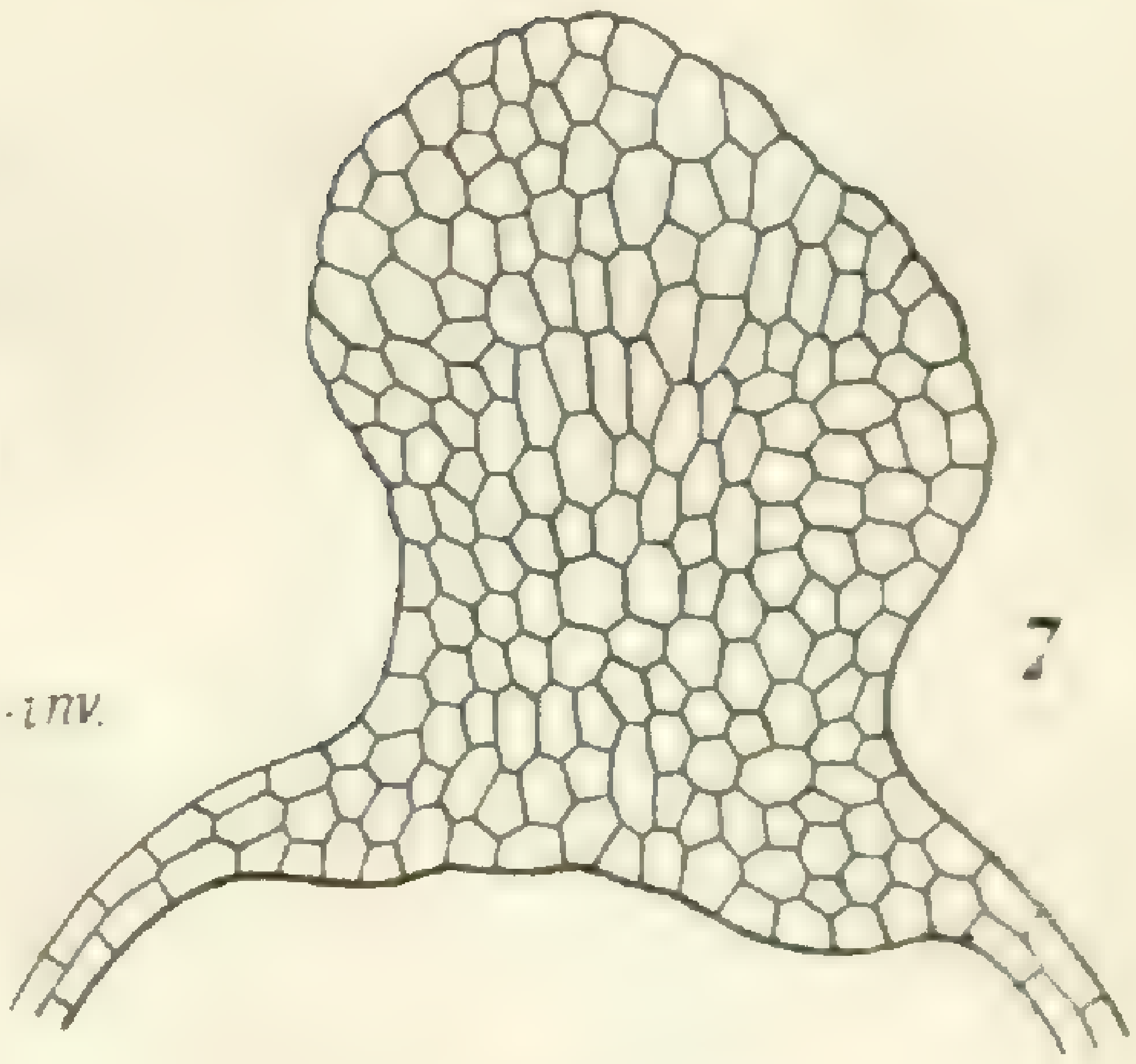
6

DOUIN, del. BRUN, sc.

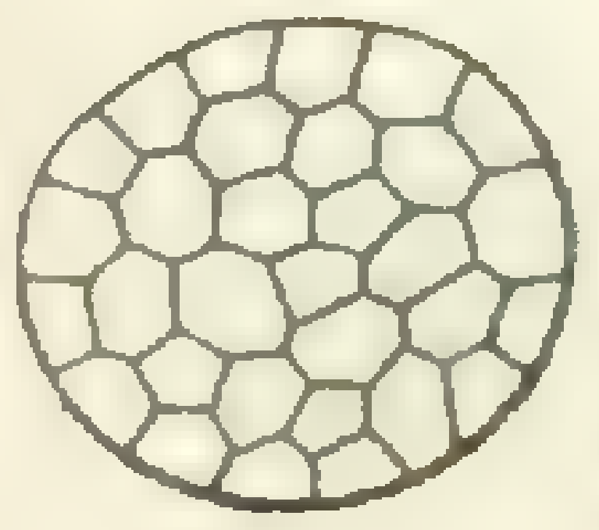
Sporophyte des Marchantiées


z
pa
inv.
co
p
c
inv
o

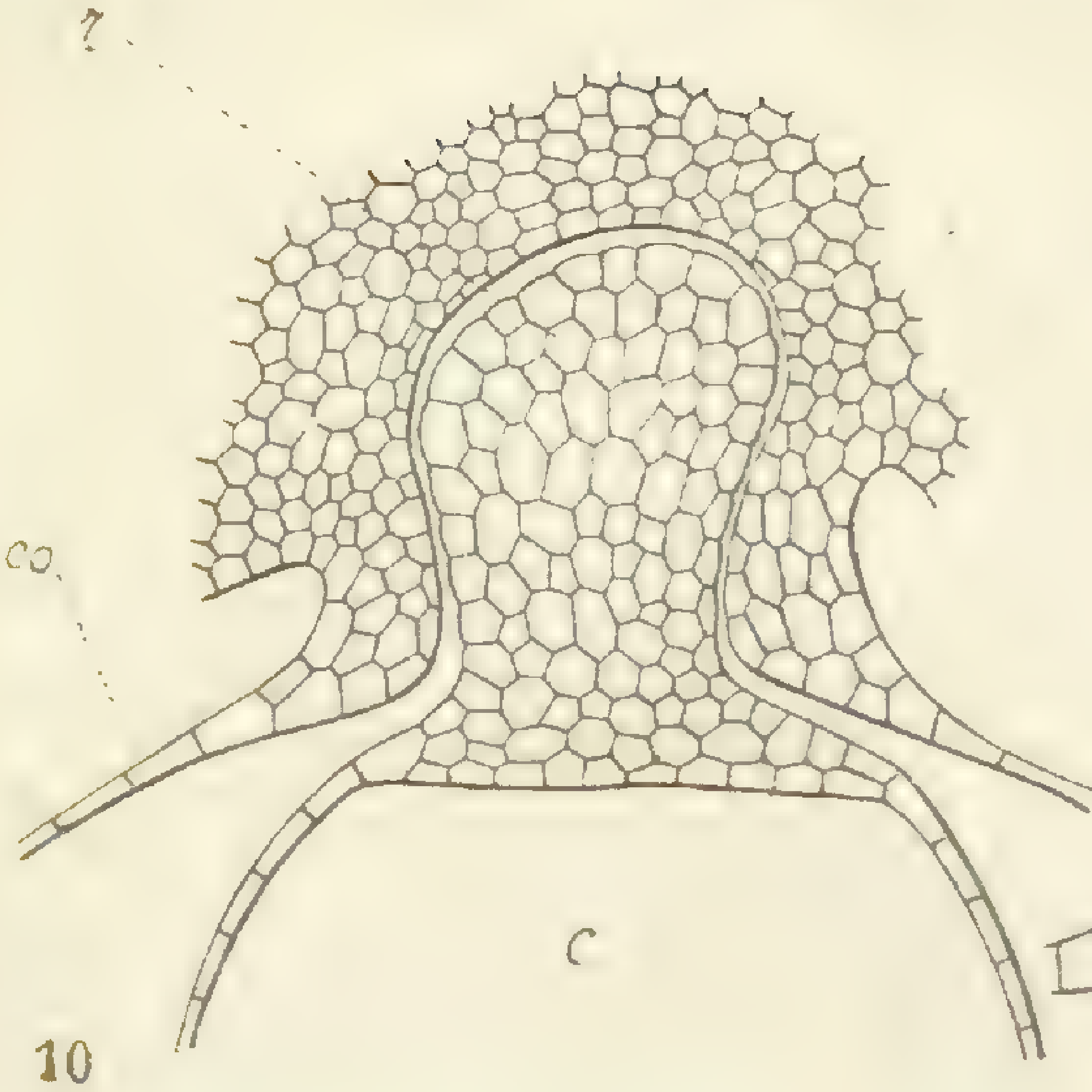
8



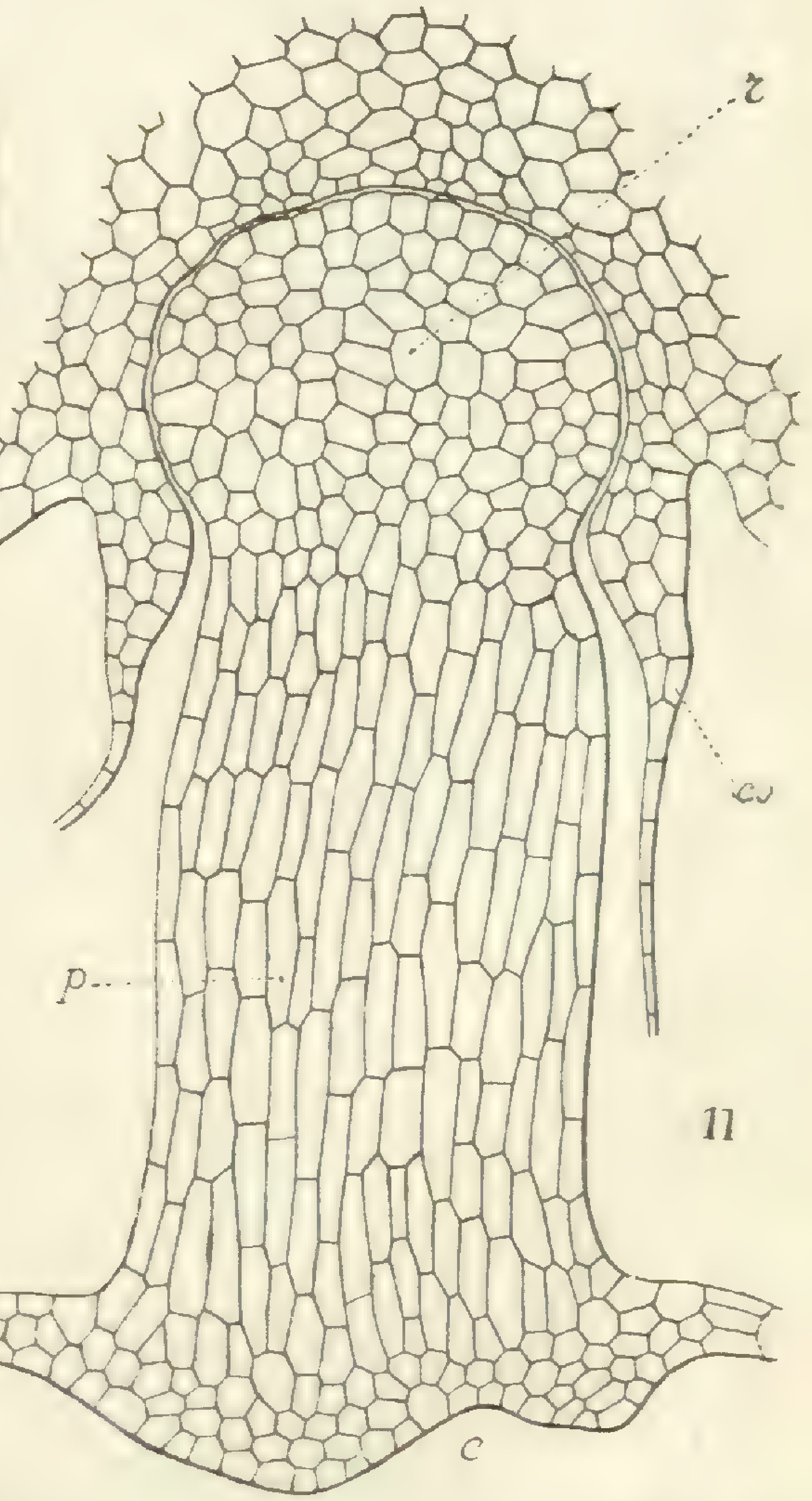
7



9



10



11

Douin, del. Brun, sc.

Sporophyte des Marchantiees

SUR LE MÉCANISME DU REDRESSEMENT GÉOTROPIQUE DE LA TIGE DES ARBRES

par M. Paul JACCARD

L'Etude de la forme des arbres dans ses rapports avec les forces qui influent sur leur croissance soulève plusieurs questions qui sont loin d'être résolues. Dans diverses publications (1), j'ai cherché à établir dans quelle mesure la forme générale de la tige et des branches des arbres, ainsi que les variations individuelles qu'elle présente, s'expliquent par l'action morphogène actuelle de deux ordres de facteurs : 1° les conditions physiques du transport de l'eau et la sève organique ; 2° l'action de la pesanteur et celle de la radiation lumineuse et calorifique.

Mais si l'action concommitante de ces deux ordres de facteurs nous permet de comprendre la raison de la structure radiaire concentrique des tiges croissant verticalement et la dorsiventralité des branches inclinées ou horizontales, le mécanisme suivant lequel ces facteurs morphogéniques exercent leur action n'est pas aussi simple à expliquer. C'est tout particulièrement le cas lorsqu'une cause locale ou accidentelle place la plante en voie de croissance dans une position asymétrique vis-à-vis des facteurs morphogéniques qui agissent sur elle, de sorte que l'action de l'un d'eux devient dominante et provoque des courbures géotropiques ou phototropiques, ainsi qu'un accroissement excentrique.

---

(1) Entre autres : Neue Untersuchungen über das Dickenwachstum der Baüme. (*Nat. Zeitsch. für Forst-und Landwirtsch, Stuttgart, 1913, 1915, 1916*). Sur les causes qui déterminent la forme des arbres. (*Rev. Gén. de Bot., T. XXVII, 1915*). Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Essai d'une théorie physiologique de leur croissance concentrique et excentrique. (*In-4°, 212 p., 32 pl., 75 figures dans le texte. Lausanne et Genève, Payot édit., 1919*).

Il paraît naturel au premier abord d'expliquer ces courbures par leur caractère d'utilité. En se redressant, une tige inclinée diminue le « travail à la flexion » auquel elle est soumise par son propre poids. Il est vrai, d'autre part, que les courbures phototropiques provoquées par un éclairage unilatéral (arbres bordant une nappe d'eau réfléchissant la lumière, ou croissant en bordure d'un chemin forestier) ont précisément pour effet d'augmenter le travail à la flexion de la tige.

Constater l'utilité d'une réaction morphologique, — ce qui est le propre de la doctrine finaliste — ne constitue pas une explication en soi. A défaut d'une théorie satisfaisante du géotropisme, ne serait-il pas possible d'établir dans une certaine mesure le déterminisme des réactions qu'il provoque? C'est la tâche que je me propose dans ce travail et que j'ai abordé déjà dans une publication récente (1).

⁂

Parmi les forces qui entrent en jeu dans la réalisation d'une courbure géotropique, nous pouvons distinguer :

1° *Une force d'orientation* moléculaire déterminant la *direction* de croissance optimum des cellules et qui se traduit par un phénomène de *polarité.* Remarquons qu'à cet égard, soit la *force centrifuge,* soit la *radiation lumineuse* agissent d'une manière analogue à la pesanteur.

Cette force d'orientation détermine également la *direction de moindre résistance pour l'ascension de l'eau.* C'est en effet parallèlement à la pesanteur que la circulation de l'eau s'effectue le plus rapidement et que son action morphogénique est la plus marquée.

2° *Une force osmotique* capable de s'opposer à l'action mécanique de la pesanteur.

3° *Une force de dilatation ou de gonflement,* conséquence de l'augmentation de masse et de volume des cellules vivantes et de leur multiplication. Cette *force de croissance,* qu'il n'est pratiquement pas toujours facile de séparer de la force osmotique, est en rapport avec la structure colloïdale ou micellaire et l'état d'imbibition des membranes et du cytoplasma. Comme la force osmotique, elle est capable de vaincre et de dépasser soit l'action mécanique de la pesanteur, soit celles de compressions parfois considérables.

---

(1) Inversion de l'excentricité des branches, produite expérimentalement. (*Revue générale de Botanique, T. XXXII, 1920, pp. 273 et suiv.*).

4° *Des forces mécaniques* de tension et de compression résultant de la pesanteur, soit du poids de la plante ou de ses organes.

Tandis que nous pouvons mesurer le travail produit, soit par la force osmotique, soit par le gonflement, soit surtout par l'action fléchissante de la pesanteur sur la tige ou les branches d'une plante, nous ne pouvons évaluer en unités mécaniques, — ni en kg. ou en atmosphères, ni en calories —, les phénomènes d'orientation ou de polarisation tant géotropiques que phototropiques (1). Le travail qu'impliquent les courbures phototropiques ou géotropiques, soit la déformation du squelette ligneux et le déplacement d'organes pesants, n'est que la conséquence indirecte des phénomènes d'orientation susmentionné.

⁂

La croissance, comme toutes les réactions chimiques, ne pouvant s'effectuer qu'entre certaines limites de pression, essayons de préciser dans quelle mesure les actions mécaniques, capables d'influer directement sur la pression ou la tension des cellules vivantes, peuvent expliquer les variations locales de croissance qui se manifestent dans les organes en voie de redressement géotropique ou de déviation phototropique.

D'aucuns estimeront pareille tentative prématurée. Nous ne méconnaissons pas les difficultés auxquelles elle se heurte. Une des principales consiste dans les *corrélations de croissance,* dont il faut tenir compte dans l'évaluation de l'effet résultant des diverses forces physiques agissant sur les organismes.

---

(1) Remarquons à ce propos que les relations mathématiques existant entre la durée, l'intensité et la direction de l'excitation géotropique ou phototropique et la grandeur, la direction, la durée et la rapidité de la réaction produite sont du même ordre que celles qui concernent les déviations ou changement d'orientation de radiations lumineuses ou électriques produits par l'action d'autres forces d'orientation radiantes ou magnétiques.

On pourrait également trouver l'analogue du temps de présentation, du temps de réaction, du seuil d'excitation, de la rémanance, des positions stabiles et labiles, etc, dans certains phénomènes chimiques, en particulier, dans les réactions photochimiques, dans les actions catalytiques et dans la physico-chimie des colloïdes.

Nous pensons même qu'on n'arrivera à comprendre le mécanisme de l'irritabilité et de tout ce qui se rattache à la physiologie des excitations chez les plantes, que lorsque des phénomènes analogues, mais plus simples, qui se manifestent chez des colloïdes non vivants seront mieux connus.

Très simples dans les cristaux, les corrélations qui se manifestent et qui, dans une certaine mesure, règlent l'accroissement des plantes, sont plus importantes sans qu'elles atteignent cependant le degré de complexité qu'elles présentent chez les animaux. On sait quel rôle joue chez ces derniers certaines secrétions internes, les *hormones*, ou certains principes nutritifs, les vitamines, pour régler la croissance, soit en accélérant ou régularisant certaines réactions, soit au contraire en exerçant une action inhibitrice sur le chimisme cellulaire.

On s'est demandé si les corrélations de croissance chez les plantes ne pourraient pas résulter d'actions analogues. Existe-t-il chez les plantes des hormones régulatrices, accélératrices et inhibitrices de la croissance? Et si oui, sont-elles capables d'exercer une action *locale* sur l'intensité de la croissance et sur la direction prise par les organes des plantes?

Depuis Sachs, Errera et Massart, entre autres, c'est l'opinion de nombreux botanistes (1). Plusieurs admettent que ces substances se forment dans les sommets végétatifs principaux sous l'influence de l'excitation géotropique et sont transmises par les cellules vivantes de l'écorce ou du bois jusque dans les portions du végétal éloignées du siège de l'excitation. A la rigueur, la transmission des principes très facilement diffusibles pourrait se comprendre, soit par les plasmodesmes, soit par les lipoïdes sécrétés par le cytoplasme et qui, d'après les vues récentes de Hansteen (2) établiraient une véritable continuité entre toutes les cellules vivantes d'un végétal. Je ne vois même pour ma part aucune impossibilité théorique à supposer qu'une pareille transmission puisse s'effectuer par les interstices intermicellaires des membranes cellulaires elles-mêmes.

Mais si l'on comprend, à la rigueur, la circulation de ces hormones problématiques, ce qu'on s'explique plus difficilement c'est *leur mode d'action sur la croissance* et cela tout particulièrement dans le cas des courbures géotropiques ou phototropiques.

---

(1) *Sachs*. Stoff und Form der Pflanzenorgane *1880*.

Errera. Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. *Bruxelles, 1905*.

Citons encore parmi les auteurs de travaux récents sur cette question : *Fitting* (1909-1910), *Göbel* (1913), *Nordhausen* (1907), *Paal* (1918), *Haberlandt*. Zur Physiologie der Zellteilung. *(Sitzungsberichte d. preuss. Acad. der Wissensch., 1913 à 1919)* considère les cellules-compagnes des tubes criblés comme les organes de secrétion et de transport des hormones capables d'agir sur la croissance.

(2) *B. Hansteen-Crañer*. Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der plamatischen Grenzchichten. *Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft, Bd XXXVII, 1919.*

L'action inhibitrice exercée par le sommet de la tige sur le relèvement des branches, phénomène étudié par Errera, dans son mémoire classique sur les « Conflits de préséance » est un cas relativement simple comparé à celui du redressement géotropique d'un arbre incliné accidentellement. Errera attribue l'entrave apportée au relèvement des branches supérieures d'un épicéa aux substances inhibitrices secrétées par le sommet, et transmises aux branches, soit par les cellules vivantes de l'écorce (1), soit par celles du bois, puisque cette transmission supposée s'effectue même lorsque l'écorce est interrompue par une annélation.

En regard des observations d'Errera, il me parait intéressant de rappeler le cas d'un pin arolle dont la tige, par suite d'un glissement de terrain a passé brusquement de la station verticale à la position horizontale (fig. 1). En même temps que le sommet commençait son redressement géotropique, deux des branches les plus proches de la base du tronc se développaient en sommets secondaires. Tandis qu'elles croissaient vigoureusement jusqu'à atteindre 8 m. de hauteur, le sommet dépérissait insensiblement et *finit par sécher avant d'avoir pu se redresser.*

Nous voyons donc ici deux branches prédominer sur le sommet sain et non endommagé, simplement parce qu'elle se trouvaient plus près des racines. D'après l'hypothèse d'Errera, le sommet, dès le début de son redressement géotropique aurait dû, par l'envoi de substances inhibitrices, entraver le relèvement des branches, ou du moins empêcher qu'elles ne s'accroissent à ses dépens. En réalité, le développement pris par notre arolle à la suite du changement d'orientation de sa tige s'explique tout naturellement par la position relative de ses branches et de son sommet, vis-à-vis du transport de la sève minérale et de la sève organique par le plus court chemin, ou par le chemin de moindre résistance (2).

---

(1) Loc. cit.

(2) Rappelons que les tiges verticales, constituent, vis-à-vis des branches, le chemin de moindre résistance pour le transport de la sève minérale, et cela, grâce à leur plus grande porosité (leurs éléments conducteurs etant plus nombreux et moins étroits que ceux des branches), et grâce également au fait que, à égalité de niveau, c'est en direction verticale que l'ascension se fait le plus rapidement.

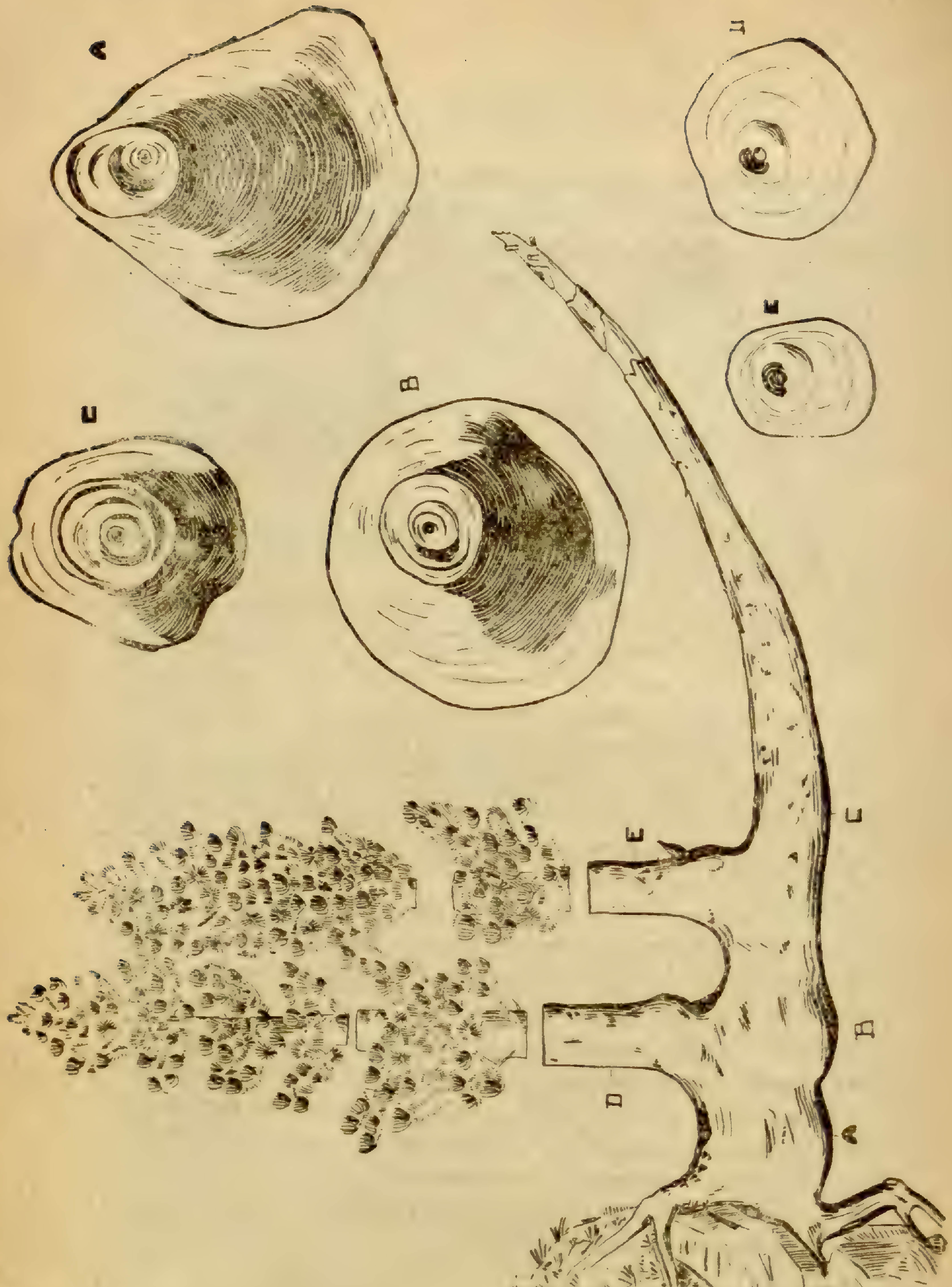


Fig. 1. — *Pinus Cembra* (Pin arolle) enraciné dans les crevasses d'un rocher surplombant. A la suite d'un glissement de terrain qui coucha sa tige horizontalement, deux des branches insérées sur le côté supérieur se sont redressées en sommets secondaires déterminant ainsi le dessèchement du sommet principal. — A B C Sections de la tige principale, montrant : 1° la déformation et la croissance excentrique dues à la compression longitudinale agissant sur le côté inférieur ; 2° la distribution du bois rouge (portion ombrée) avant et après le changement de position de la tige. — D et E Sections des deux branches redressées en sommets secondaires. *(Regarder la figure en travers.)*

L'épaisseur considérable prise par le côté inférieur de la tige couchée au détriment du côté supérieur, ainsi que la déformation corrélative des sections transversales A. B. C. sont indiscutablement provoquées par le poids des deux sommets secondaires (fig. 1). Ces deux particularités s'expliquent sans difficulté par l'influence accélératrice de la compression longitudinale sur l'activité du cambium. Faire intervenir dans ce cas une perception géotropique du sommet, lequel transmettrait aux branches le mieux placées pour y répondre une excitation morphogénique corrélative, complique singulièrement le problème sans l'éclaircir. En tout état de cause, s'il se forme des substances inhibitrices, nous devons admettre que leur production n'est pas le privilège de la tige principale et de son sommet, mais peut avoir lieu également et aussi bien dans les branches, et qu'elle dépend en définitive de la position relative des organes orthotropes et plagiotropes (1).

⁂

Au point de vue tant philosophique que physiologique, l'existence ou la non existence d'hormones régulatrices de la croissance, est du plus haut intérêt. L'intervention de substances morphogéniques spécifiques réglant la croissance, implique que celle-ci puisse être déterminée en intensité et en direction en dehors des facteurs physico-chimiques ou mécaniques agissant sur les plantes. Cela suppose l'existence d'une perception de la forme spécifique diffuse dans le cytoplasme de chaque individu et capable de répondre à chaque déformation par une réaction propre à la corriger. Adopter cette hypothèse, ne serait-ce pas reculer infiniment l'espoir d'expliquer le mécanisme de la morphogénèse ?

---

(1) Un cas encore plus curieux que celui que nous venons de décrire nous est fourni par un sapin âgé de 80 ans chez lequel, par suite d'une forte chute de neige accompagnée d'un déracinement partiel du tronc, la tige, âgée alors de 30 ans, s'est couchée horizontalement. Tandis que le sommet se redressait en dessinant une forte courbure géotropique, trois sommets secondaires se développaient plus près de la base du tronc, l'un d'eux prenant un développement tel que le sommet principal en fut entravé dans sa croissance et finit par périr. Le fait est d'autant plus remarquable que les sommets secondaires sus-mentionnés ne provenaient pas de branches déjà existantes transformées par suite de changement d'orientation, mais bien du développement de bourgeons dormants ; ces nouvelles tiges ne tardèrent pas à constituer par rapport au sommet, plus éloigné en distance horizontale, un chemin plus court et de moindre résistance pour l'eau et la sève organique, provoquant ainsi le dépérissement du sommet originaire.

Si, comme les finalistes l'admettent, le redressement géotropique des arbres a sa raison d'être dans le rétablissement de la tige en sa position statiquement la plus avantageuse, comment expliquer le

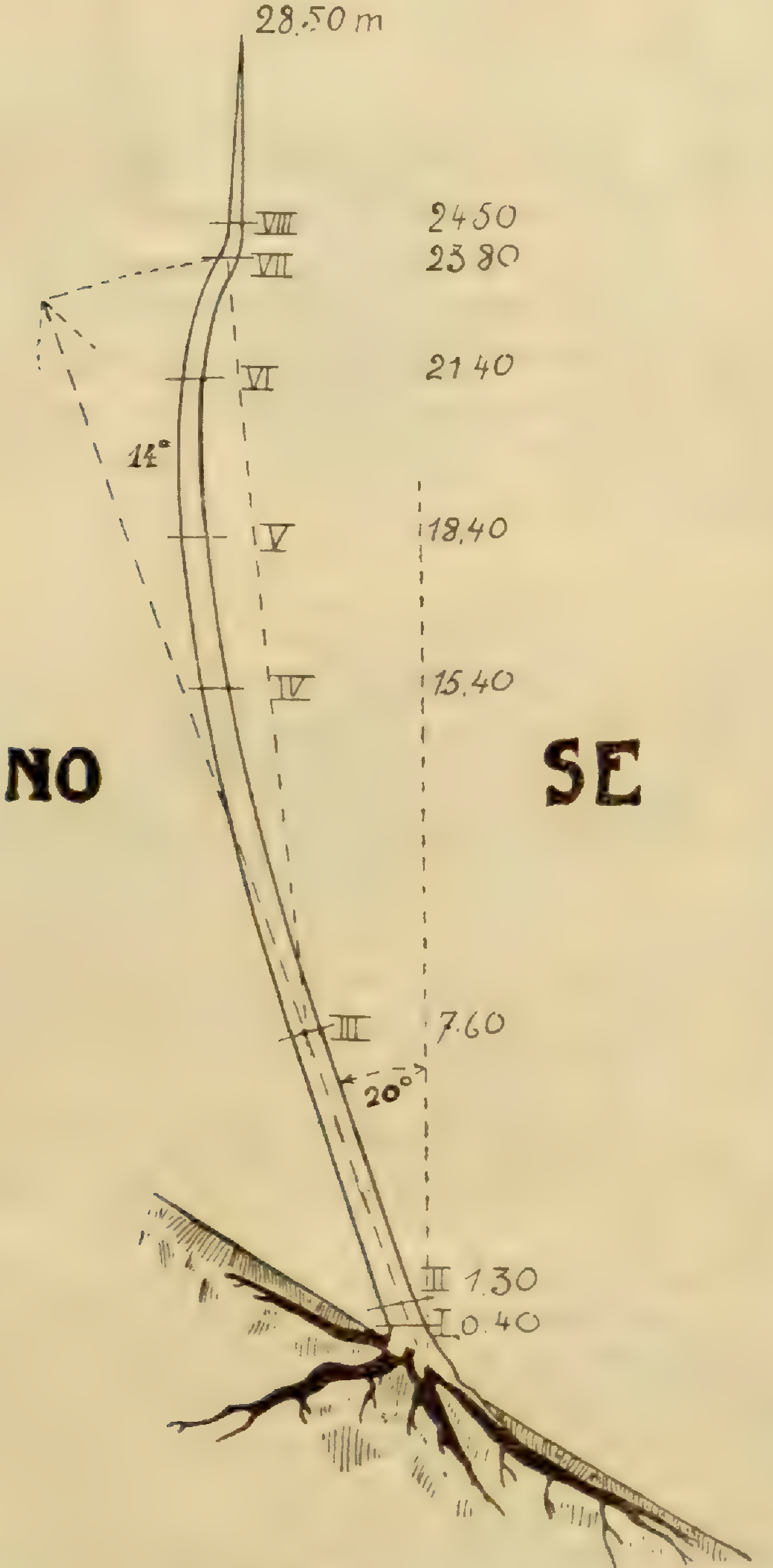

28.50 m
VIII
24.50
VII
23.80
VI
21.40
14°
V
18.40
IV
15.40
NO
SE
III
7.60
20°
II
1.30
I
0.40

Fig. 2. — *Picea excelsa*. Tige inclinée contre la pente d'une colline par suite d'un glissement de terrain, et redressée géométriquement dans sa portion supérieure. (D'après A. Engler.)

renforcement des parties les plus fortement sollicitées à la flexion, sans admettre de relation de cause à effet entre l'intensité de la force fléchissante et celle de la croissance en épaisseur ? Et si l'on admet cette relation quel peut bien être le rôle utile des hormones régulatrices ?

⁂

Laquelle, des deux hypothèses que nous venons d'envisager, rend-elle le mieux compte des faits observés ? C'est ce que nous allons examiner en discutant les résultats d'observations et de mesures faites par A. Engler à propos du redressement géotropique et de la courbure phototropique des arbres, observations et mesures consignées dans « *Tropismen und excentrisches Dickenwachstum der Bäume* » (1). Les documents numériques rassemblés par A. Engler dans cet ouvrage donnent à cette discussion, faite en dehors de toute idée de polémique, un caractère de réelle objectivité. Nous ne relèverons qu'une partie des exemples de courbures phototropiques ou géotropiques examinés par cet auteur, en commençant par celui de l'épicéa représenté par la figure 2. Cet arbre, âgé de 91 ans en 1900, avait alors 28 m. 5 de hauteur et 32 cm. 6 de diamètre à 1 m. 3 du sol. Incliné en 1876, ainsi que le montre la figure, par suite d'un glissement de terrain, il s'est redressé partiellement de 1877 à 1879, soit en 3 ans. La portion ayant participé au redressement est comprise entre 7 m. 6 et 23 m. 80, elle a donc 16 m. 20 de longueur, et intéresse la tige jusqu'au niveau où son diamètre était de 23 cm. Au cours de son redressement, le sommet a décrit un arc de 3 m. 75. Ajoutons qu'en 1900 les branches vivantes descendaient jusqu'à 15 m. au-dessus du sol sur le côté S.-E. et à 10 m. seulement sur le côté N.-O.

L'examen des sections de la tige montre que pendant la période de redressement, l'accroissement en épaisseur le plus fort s'est effectué jusqu'à 18 m. 4 au-dessus du sol, sur le côté N.-O., soumis, par suite de la position inclinée de l'arbre, à une compression longitudinale, tandis qu'au niveau de la section VI, à 21 m. 4 au-dessus du sol, c'est le côté S.-E., comprimé par la contre-courbure géotropique visible sur la fig. 2, qui s'est épaissi le plus. En VII, c'est de nouveau le côté N.-O. qui présente la plus grande largeur. Les chiffres suivants montrent ces différences.

---

(1) In-4 ; 106 pages, publié par la Fondation Schnyder von Wartensee à Zurich. (Beer et Cᵉ 1918.)

Epaississement de la tige au niveau des sections I à VII de 1877 à 1900

Rayons des Sections	I	II	III	IV	V	VI	VII
sur le côté N.-O.	5 cm. 6	7,1	7,2	7,8	5,4	4,4	4,3
sur le côté S.-E.	3 cm. 0	1,6	1,5	1,9	3,2	5,1	3,5

En 1876 les deux rayons des sections de la même tige étaient :

sur le côté N.-O.	15 cm. 7	13,8	12,2	7,0	4,5	2,3	0,3
sur le côté S.-E.	15 cm. 0	13,7	10,8	6,6	5,1	2,0	0,2

La majoration est particulièrement accusée au niveau des sections II, III et IV ; elle est sensiblement moindre en I près du sol ainsi qu'en V vers la base de la cîme, soit *aux deux niveaux pour lesquels*, ainsi que je l'ai établi dans mes précédents mémoires, *le travail à la flexion de la tige est le plus faible.*

Cette concordance entre la compression longitudinale résultant de la pesanteur et l'inégal accroissement des demi-diamètres NO et SE, évoque l'idée d'une relation de cause à effet entre ces deux phénomènes. Mais est-ce là la seule cause de la croissance excentrique et de la formation du bois rouge chez notre épicéa, ou bien en existe-t-il une autre ? A. Engler le pense et attribue à la pesanteur une action excitatrice et régulatrice indépendante de l'influence qu'elle exerce sur la croissance par les tensions-compressions qu'elle engendre.

Il est difficile, dit-il (loc. cit., p. 8), d'établir dans quelle mesure la majoration d'accroissement en épaisseur observée dans la portion supérieure redressée de la tige est due à l'excitation géotropique (mit dem geotropischen Reiz zusammenhängt). Il est très probable que cette majoration de croissance accompagnée, *pendant la durée du redressement*, d'une formation de bois rouge, doive être attribuée à l'excitation géotropique (1).

Pour apprécier l'influence de la compression longitudinale sur la croissance en épaisseur, rappelons : 1° Qu'à tout accroissement majoré sur un des côtés de la tige ou des branches, correspond une réduction proportionnelle sur le côté opposé. 2° Que la croissance rapide du bois chez les conifères entraîne fréquemment un allongement des trachéides, autrement dit que la longueur de ces éléments augmente avec la vigueur de leur croissance.

---

(1) *Schwerereiz :* Excitation de nature inconnue résultant de la pesanteur que Engler distingue du *Druckreiz* résultant d'une compression longitudinale et provoquant par son action mécanique une augmentation d'activite des cellules du cambium.

L'influence de la pesanteur sur la croissance en épaisseur ressort d'une façon particulièrement instructive lorsqu'on compare la résistance à la flexion de notre épicéa à ses divers niveaux (sections I à VI) : 1° en 1876, alors que la tige était verticale ou à peu près ; 2° en 1900, alors qu'elle présentait la courbure indiquée par la figure 2. La résistance à la flexion, β dans la direction NO-SE, calculée suivant la formule $\beta = \frac{M}{W}$, W étant le moment de résistance correspondant au diamètre de chaque section, M étant le moment de flexion obtenu en multipliant la force fléchissante P supposée égale à 500 kg par la longueur l mesurée du centre de gravité S de la cime (1) à chacune des sections I à IV ou à V, on obtient les valeurs suivantes :

	Hauteur au-dessus du sol.	1876 Diamètre NW-SO	β		1900 Diamètre NW-SO	β	
Section :	I à 0 m. 4	30 cm 7	264	kg par cm²	39 cm 3	177	kg par cm²
»	II à 1 m. 3	27 cm 5	**344**	»	36 cm 2	214	»
»	III à 7 m. 6	23 cm 0	334	»	31 cm 7	224	»
»	IV à 15 m. 4	13 cm 6	200 (2)	»	23 cm 3	241	»
»	V à 18 m. 4	9 cm 6	»	»	18 cm 2	**254** (2)	»
»	VI à 21 m. 4	4 cm 3	»	»	13 cm 8	»	»

En 1876, les valeurs de β sont tout à fait conformes à celles qu'on obtient habituellement pour la tige d'un épicéa à croissance verticale. La résistance à la flexion présente deux maxima (3) : 1° à la base de la tige, et 2° à la base de la cime, soit vers le sommet du fût débranché ; son minimum se trouve entre 1 et 2 ou 3 m. au-dessus du sol.

---

(1) Nous supposons S à 18,40 m. au-dessus du sol en 1876, la base de la cime C étant alors au-dessus de la section IV, et S. a 21.40 m. en 1900, C étant alors au-dessus de la section V.

(2) Ces chiffres ne sont pas comparables comme valeurs absolues, mais seulement comme valeurs relatives.

(3) C'est-à-dire deux niveaux où le travail à la flexion est le plus faible (264 et 200 par cm².

En 1900, par contre, le travail à la flexion augmente dès la base de la tige jusqu'au sommet du fût où il est le plus fort, c'est-à-dire où la résistance à la flexion NO-SE est la moindre.

Dans le plan de courbure, la tige se serait donc renforcée davantage en bas qu'en haut, ce qui serait en rapport avec l'allongement du bras de levier de la force fléchissante. Il semble donc bien que sous l'influence de la force fléchissante, agissant d'une manière continue dans le sens du diamètre NO-SE, l'accroissement en épaisseur dans ce plan-là soit déterminé avant tout par l'intensité de la compression longitudinale qui s'y exerce. Tandis que l'écart des valeurs extrêmes de β est de 144 kg par cm^2 en 1876, alors que la tige avait une position verticale, il n'est plus que de 30 kg. en 1900, entre les sections II et V.

Nous pouvons conclure que, vis-à-vis de l'action morphogénique de la pesanteur, les tiges verticales présentent une beaucoup plus grande indépendance que les tiges inclinées en voie de redressement.

En cessant d'être verticale, la tige est soumise à l'action fléchissante de la pesanteur s'exerçant d'une façon continue dans le plan de courbure.

Dans leur tendance à s'orienter parallèlement à la direction de g, les cellules de l'assise génératrice sont entravées par le squelette ligneux plus ou moins rigide auquel elles adhèrent. Cette entrave est minimum près du sommet dans la portion flexible de la tige. C'est là que se produit l'allongement le plus rapide grâce à l'appel de nourriture provoqué sur le côté NO par la compression longitudinale qui s'y exerce. Cet allongement, qui détermine le sens de la courbure géotropique et le redressement de la tige, se poursuit de proche en proche du sommet vers la base, jusqu'au point où la force d'expansion ou de croissance des cellules n'est plus capable d'entraîner la déformation du cylindre ligneux. Dans notre épicéa, c'est à 7 m. 60 au-dessus du sol, niveau où la tige, en 1876, avait 23 cm., que s'arrête la courbure (voir fig. 2). Au-dessous de ce niveau, la compression longitudinale n'en existait pas moins, cela va sans dire.

En même temps que le côté N-O s'allonge et s'épaissit par suite de la croissance plus active et de la division plus fréquente de ses cellules, le côté opposé concave se raccourcit d'autant, subissant ainsi une compression longitudinale croissant avec la courbure de la tige. D'autre part, ce même côté SE, par suite de la compression du côté NO, doit éprouver une tension longitudinale correspondante. Il est difficile de dire quelle influence peuvent avoir sur la croissance ces actions mécaniques opposées agissant simultanément sur l'assise génératrice libéro-ligneuse.

A mesure que le sommet se redresse, le centre de gravité de la tige se rapproche de la verticale G passant par le pied de l'arbre, de sorte que la compression longitudinale sur le côté NO diminue d'intensité surtout dans la portion supérieure la plus redressée de la tige. L'allongement du côté NO se poursuivant alors que la flèche a déjà atteint sa position verticale, celle-ci se trouve portée en direction SE au delà de sa position d'équilibre stable ; cette déviation est corrigée par une contre-courbure qui se manifeste en sens inverse de la courbure principale (voir fig. 2) déterminant une compression longitudinale correspondante sur le côté SE.

Ces variations de sens et d'intensité des compressions longitudinales se traduisent par des variations correspondantes de la croissance en épaisseur, comme cela ressort des chiffres suivants :

Accroissement des rayons NO et SE entre 1876 et 1900, mesuré sur les sections I à VI.

Sections	Hauteur au-dessus du sol	Accroissement des rayons NO	Accroissement des rayons SE	Différences de l'accroissement des deux rayons de 1876-1900
I	0,40 m.	*5,6* cm.	3, 0 cm.	← 2,6 cm.
II	1,30 m.	*7,1* cm.	1, 6 cm.	← 5,5 cm.
III	7,60 m.	*7,2* cm.	1, 5 cm.	← 5,7 cm.
IV	15,40 m.	*7,8* cm.	1, 9 cm.	← 5,9 cm.
V	18,40 m.	*5,4* cm.	3, 2 cm.	← 2,2 cm.
VI	21,40 m.	4, 4 cm.	*5,1* cm.	0.7 cm. →

Comme le montre le tableau ci-dessus, l'écart entre les deux rayons va croissant de la section I à la section IV. C'est en I qu'il est le plus faible ; c'est à ce niveau également que le travail à la flexion est le moindre, grâce à l'élargissement du collet dont le moment de résistance dépasse notablement celui de la section suivante (1). D'après la forme prise par la tige par suite de son redressement, on peut admettre que l'effort de flexion par cm^2 de section augmente jusqu'en IV où il est de 5,9 cm. Au-dessus, par contre, *dans la portion de la courbe se rapprochant le plus de la verticale*, et subissant par conséquent la plus faible compression longitudinale, cet écart n'est plus que 2,2 cm. Ceci ne veut pas dire qu'à ce niveau la tige se soit accrue proportionnellement moins que dans la portion située plus bas, mais elle s'est accrue différemment. L'examen de la section V montre que le diamètre transversal, c'est-à-dire perpendiculaire à la direction NO-SE est relativement plus développé que dans les sections sous-jacentes : tandis qu'en IV le diamètre vertical (N.O.-S.E.) dépasse fortement le diamètre transversal, en V ces deux diamètres sont sensiblement égaux et *la section est presque circulaire*. A ce niveau la substance ligneuse est donc plus régulièrement répartie tout autour de l'axe qu'au-dessus ou au-dessous, parceque la compression sur le côté N. O. et presque compensée par celle que le sommet sur-courbé de la cime exerce sur le côté S. E. En VI, la compression sur le côté S. E. s'accentue et détermine une légère excentricité de sens inverse à celle des sections I à V. Toutefois l'écart de croissance de 1876 à 1900 en faveur du côté S. E. n'est que de 0 cm 7.

---

(1) Ainsi que je l'ai montré, cet élargissement dépend beaucoup plus des conditions physiques de la circulation de l'eau que des influences mécaniques.

(à suivre)

GEOTROPISME ET SENSIBILITÉ

par M. H. RICÔME

Les plantes sont considérées comme des êtres doués de sensibilité au même titre que les animaux. On leur accorde généralement des organes des sens percevant lumière, pesanteur, humidité, contact. On pousse volontiers la comparaison avec le règne animal jusqu'à attribuer à certains de ces organes le rôle du cerveau. La plante en possède alors plusieurs et même beaucoup.

Que faut-il penser de la sensibilité des végétaux ? Les faits les plus saillants sont les manifestations du géotropisme et les mouvements tels que ceux de la Sensitive. Si l'on arrivait à élucider ces deux groupes de faits, la question serait bien près d'être résolue.

C'est le problème de géotropisme que nous nous proposons de traiter. Le géotropisme est l'orientation déterminée par la pesanteur. Les membres du corps, lors de leur croissance, se dirigent en sens les plus divers. Cependant leur orientation est si précise qu'ils y reviennent si on les en écarte, sans que leur poids constitue une entrave . La pesanteur est le plus souvent la cause qui fixe l'orientation des uns dans sa propre direction, d'autres en sens inverse, d'autres encore en direction oblique ou même perpendiculaire à la sienne.

Aussi le géotropisme est-il considéré non seulement comme le type même de la sensibilité dans le règne végétal, mais en outre comme un mode de réaction exprimant des sensations analogues à celles qu'éprouvent les animaux. La chute des corps ne laisse pas prévoir les mouvements géotropiques comme résultat de l'action de la pesanteur. De là à conclure qu'ils révèlent une qualité propre à la substance vivante, il n'y a qu'un pas et ce pas est franchi par bon nombre de physiologistes.

Les faits que nous allons exposer, obligent à les envisager sous un tout autre jour. Plus de vingt ans de recherches (1) nous ont conduit à une solution telle que les premiers résultats nous l'avaient fait prévoir. Nous avons pu récemment mettre en évidence des faits démonstratifs. Dès 1903, dans un exposé général des phénomènes géotropiques (2), à la conception admise, nous opposions une manière de voir qui cependant paraissait contredite par un ensemble imposant de faits : « Le géotropisme est-il un phénomène d'irritabilité dont le facteur déterminant est la pesanteur ? Se réduit-il plus simplement à une action mécanique et non localisée de la gravitation ? » C'est le second terme de l'alternative qui décidément s'impose.

I. — LE GÉOTROPISME CONSIDÉRÉ COMME PHÉNOMÈNE D'IRRITABILITÉ

Le mot sensibilité exprime le fait que l'impression reçue est transformée en sensation pour le moins affective, en souffrance, douleur ou plaisir, gêne ou aisance dans le fonctionnement organique. Par extension, on l'applique à toute impression suivie d'une réaction physique de l'être. La dilatation d'une barre de fer sous l'action de la chaleur est alors un phénomène de sensibilité. Mais il y a bien des degrés entre la sensibilité du métal et celle de l'homme. La question est de savoir quel est le degré de la sensibilité des plantes.

1. — La sensibilité des plantes

Faute de pouvoir ramener les réactions des plantes aux faits plus simples de la physique, on les classe comme mouvements résultant de sensations comparables à celles qu'on observe dans le règne animal. Voici comment on conçoit cette sensibilité.

En ce qui concerne l'action de la lumière, rien de plus différent que la description des faits d'étiolement et celle des faits d'héliotro-

(1) H. Ricôme, Sur la pesanteur : *C. R. Ac. Sc.* 1898, t. 127, p. 406 ; *Ann. Sc. nat. Bot.* 1899, 5e Série, t. XIII, p. 293 ; *C. R. Ac. Sc.* 1903, t. 137, p. 204 ; *C. R. Ac. Sc.* 1920, t. 170, p. 1399 ; *C. R. Ac. Sc.* 1920, t. 171, p. 261 et p. 734 ; *C. R. Ac. Sc.* 1921, t. 173, p. 167, p. 424, p. 595 et p. 1.009 ; Sur d'autres facteurs externes : *C. R. Ac. Sc.* 1900, t. 131, p. 1251 ; *Rev. gén. Bot.* 1902, t. XIV, p. 26 ; *C. R. Ac. Sc.* 1903, t. 137, p. 141 ; *C. R. Ac. Sc.* 1907, t. 145, p. 509.

(2) H. Ricôme : Géotropisme des végétaux. (Dictionnaire de Physiologie de Charles Richet). On trouvera dans cet article une longue bibliographie du sujet.

pisme. Pour l'étiolement, on ne parle que de la nutrition des cellules, de l'épaississement des membranes, de modifications physico-chimiques. Pour l'héliotropisme, changement complet. Il n'est question que de sensibilité de la substance vivante, de rupture d'équilibre dans le plasma sensible, de seuil de présentation, de temps de latence, de temps de riposte. On se trouve transporté dans un autre ordre de faits, dans un monde nouveau sans relation ou presque avec le premier. La terminologie de l'héliotropisme est applicable à l'étiolement. Il ne vient à personne l'idée de s'en servir parce qu'on admet entre eux une différence de nature : affaire de nutrition dans l'un, affaire de sensibilité dans l'autre. Pour le second, on se demande « s'il n'existerait pas des centres ou zones fonctionnant comme le cerveau ».

Une fois engagés dans cette voie, nous nous trouvons, avec le géotropisme, si sûrement dans le domaine des sensations, qu'on ne se pose même plus la question.

Le plasma sensible se trouve « averti en quelque manière de l'écart de la position d'équilibre » et il est possible qu'il le soit par le déplacement de grains d'amidon.

Le sommet de la racine est « un centre de perception de la pesanteur », « un cerveau » où se localise la sensibilité, et la « sensation perçue est transmise à la région voisine » qui s'incurve. La racine possède ainsi un organe d'orientation. La tige qui semble en avoir un plus urgent besoin pour défier les lois de la pesanteur, est tout autrement partagée.

La suppression du sommet provoque « un choc » tel que la racine en perd le nadir et « ce choc est suivi d'une période d'insensibilité ». L'absence de réaction nette est mise sur le même plan que la secousse nerveuse consécutive à un traumatisme chez l'homme.

Lorsque la flèche d'un arbre vient à être cassée, un ou plusieurs rameaux se redressent. Ce remplacement imposé par l'organisation de la plante est présenté comme une aptitude du protoplasme à rétablir l'équilibre de l'organisme

Chose inattendue, pour la Sensitive, on s'exprime avec plus de réserve Il n'est plus question du cerveau. Il s'agit pourtant, non de simples phénomènes de croissance comme précédemment, mais de mouvements de la plante adulte, de faits qui semblent devoir rappeler encore plus sûrement la sensibilité animale. Cela tient-il à ce qu'à côté des mouvements dits provoqués, la Sensitive manifeste des mouvements de veille et de sommeil ? Cela tient-il à ce que l'on a cru constater qu'une portion de tige tuée par la chaleur transmettait l'impression reçue ? Il ne saurait évidemment être question de sensation transmise par une bûche sans vie. Quoiqu'il en soit, on décrit des cellules libériennes qui seraient conductrices de la sensation et plus loin on annonce que la conduction s'effectue même dans une tige privée de son écorce et de son liber. Il règne, on le voit, quelque obscurité sur le mode de propagation de l'impression.

Ces phénomènes, courbure ou déplacement, sont classés comme « réflexes non nerveux » (1). Bien qu'il n'y ait pas le double mouvement d'aller et de retour, aller des organes sensitifs aux centres nerveux, retour de ceux-ci aux organes moteurs, on se sert du mot réflexe pour mieux souligner la ressemblance avec le règne animal. Il y aurait « perception de l'impression, transmission d'une sensation, réaction motrice », ces diverses phases réparties entre des cellules propres à remplir ce rôle ou entre les régions d'une même cellule.

On croit avoir découvert des « organes des sens » (2) : cellules à amidon mobile percevant la pesanteur, cellules à papille tactile, cellules à étroite excavation dans la membrane, où le protoplasme serait pincé quand la cellule vient à être déformée par un choc, un attouchement.

Comme nous nous occupons de géotropisme, retenons seulement les mouvements dépendant de la croissance. L'étiolement est laissé hors des phénomènes de sensibilité. Ce ne peut être à cause du défaut d'incurvation : le mécanisme de la croissance en ligne droite ou courbe est le même. C'est donc à cause du défaut d'un excitant extérieur : la lumière est un irritant ; l'absence de lumière, non. L'obscurité n'est pas un facteur actif et la sensibilité suppose, pour ces auteurs, une irritation.

Aucun autre exemple n'est plus propre à montrer le genre d'erreur où l'on est tombé. L'erreur est de croire à un irritant là où il n'y a qu'une circonstance influant par répercussion sur la croissance, d'ajouter au changement des conditions de croissance une idée de résistance aux conséquences physico-mécaniques de ce changement, idée exprimée par le mot irritabilité.

---

(1) Massart. Essai de classification des réflexes non nerveux. *Ann. Inst. Pasteur*, 1902.

(2) Voir Haberlandt : Sinnesorgane im Pflanzenreich, Leipzig, 1901 et *Jahrb. f. w. Bot*. 1903 ; 1905.

L'étiolement se produit même à la lumière, l'héliotropisme se produit même dans un bain de lumière ; l'obscurité, l'éclairage unilatéral ne sont que des cas limites. Comment admettre, entre l'action d'un éclairement atténué provoquant un étiolement et l'action d'un éclairement inéquilatéral provoquant une courbure, une différence telle qu'il faille classer les deux phénomènes dans deux catégories distinctes. On ne peut même pas dire ici que la lumière agit autrement par son intensité que par sa direction. Dans le cas de l'éclairement inéquilatéral, ce n'est pas la direction d'incidence qui modifie l'orientation, mais la différence d'intensité ; c'est une question d'intensité lumineuse comme pour l'étiolement.

Obscurité, ombre, soleil, éclairage inégal exercent une action : les phénomènes cellulaires changent avec cette circonstance comme avec toutes les autres et par contre-coup la croissance change aussi. Il n'y a pas irritation dans un cas, défaut d'irritation dans l'autre. Il y a une différence dans certaines conditions de la croissance.

Mais que penser de l'irritation produite par l'humidité ? Car il existe un hydrotropisme. « C'est le sommet de la racine qui est hydro-percepteur », affirme-t-on. L'humidité irritant un protoplasme par nature imbibé d'eau, autrement dit réveillant une certaine faculté dont on prétend démontrer l'existence par ces faits eux-mêmes !

D'où vient donc cette notion d'irritabilité qui fausse ainsi la vision des choses ?

2. — L'irritabilité de la substance vivante

Ce sont des considérations sur le géotropisme, qui servent à Noll (1) d'introduction à l'exposé de la physiologie : « Une racine, une tige, un rhizome se comportent vis-à-vis de la pesanteur de façon aussi différente que possible. Par conséquent, la pesanteur n'a pas seulement une action physique sur la substance vivante, mais aussi une action irritante (Reizwirkung) qui déclanche des possibi-

(1) Strasburger, Noll, Schenck und Karsten : *Lehrbuch der Botanik*, p. 116 et suivantes, édition de 1906.

lités internes du corps... Il est hors de doute qu'il ne s'agit pas d'une conséquence physico-mécanique des forces externes. C'est un déclanchement de processus de croissance par divers facteurs externes, une action d'irritabilité. La plante doit donc posséder un dispositif de sensibilité ». L'auteur ajoute : « Une légère pression du doigt suffit à mettre en marche une locomotive capable de continuer son mouvement pendant des heures ; cette pression a déterminé une succession de mouvements ».

On voit la démarche de l'esprit. Si complexe que soit la série des phénomènes que nous observons, c'est certainement une question de mécanisme comme dans la locomotive. Mais comment comprendre la mise en marche, l'impulsion originelle ? Car l'action d'un facteur tel que la pesanteur est fort simple. La transformation de l'impression simple en une action capable de mettre en branle le mécanisme ne peut être que l'œuvre du protoplasme. Le protoplasme doit donc posséder quelque propriété inconnue ailleurs.

Cette propriété est l irritabilité. Par voie de conséquence, tous les phénomènes de la vie dépendent de cette irritabilité.

Donc les manifestations géotropiques sont telles que Noll — et combien d'autres à sa suite — ne croit pas possible de les considérer comme des conséquences physico-mécaniques de la pesanteur. A son avis, l'intervention d'une qualité toute spéciale à la substance vivante ne saurait être mise en doute.

Dutrochet avait parlé d'irritabilité pour désigner la sensibilité des végétaux. Plus tard, Claude Bernard a défini l'irritabilité comme « la propriété que possède tout élément anatomique d'être mis en activité et de réagir d'une certaine manière sous l'influence des excitants extérieurs » Noll en fait une propriété de la substance vivante et qui n'appartient qu'à elle.

Divers auteurs expriment les mêmes idées et disent : l'irritabilité est une propriété de la substance vivante, propriété de réagir vis-à-vis des excitants extérieurs d'une façon qui n'est pas prévue par les lois de la physique et de la chimie. Et cependant la locomotive gravit les pentes et les fait gravir à des tonnes de marchandises qu'elle serait incapable de soulever. Cela n'est pas bien clairement en harmonie avec les lois physico-mécaniques, pour qui ignore le mécanisme et même pour beaucoup de ceux qui croient le connaître, parce qu'il y intervient une foule de données scientifiques et de détails de construction ; et le principe de Carnot n'est clair que comme formule d'application. Ne sommes-nous pas pour le géotropisme dans le même état d'ignorance ou de perplexité ? Si nous connaissions le mécanisme, y aurait-il place pour l'irritabilité ?

Cette notion d'irritabilité conduit à scruter la cellule pour y découvrir quelque dispositif susceptible d'avertir le protoplasme d'un changement d'orientation. Ainsi est née la théorie des statolithes (1). La chute, dans la cellule, de corps lourds tels que les grains d'amidon irriterait le protoplasme et déterminerait la réaction qui oriente les membres du corps. La cellule est transformée en un otocyste capable de déterminer une orientation. Ces cellules sont localisées dans les deux premiers millimètres (la coiffe) de la racine. Dans la tige, elles constituent l'assise que Van Tieghem appelait l'endoderme et qu'il caractérisait en effet par ses grains d'amidon, là où la membrane ne présente aucune différenciation particulière, ce qui est le cas le plus fréquent. On voit le rôle dans l'orientation que leur attribue Haberlandt. Disons que la descente des grains sous l'effet de leur poids, même dans les cellules à amidon mobile, est lente. La réaction géotropique est terminée ou au moins fort avancée avant qu'ils n'aient atteint le fond de la cellule, à tel point qu'ils n'arrivent jamais à leur destination primitive.

Czapek fait intervenir, dans la perception des excitations de la pesanteur, un ferment spécifique et Errera attribue l'inhibition des rameaux et l'atténuation de leur sensibilité à l'émission par la cime de la plante d'un principe antagoniste, sorte d'anticorps, paralysant ce ferment dans les branches.

Reprenons la comparaison avec la locomotive, fort instructive. La pression du doigt qui permet l'accès de la vapeur peut être remplacée par n'importe quel dispositif, notamment par un dispositif mû par la pesanteur. La pesanteur agit dans ce cas de façon que la locomotive remonte les côtes. Cependant ce n'est pas la pesanteur qui imprime à la machine son mouvement, mais bien la tension de la vapeur grâce à l'agencement des organes. Ce n'est pas la pesanteur qui lui donne une direction horizontale ou ascendante, mais la position des rails. Le point d'appui fourni par la rigidité des rails l'empêche de s'enliser dans la terre sous l'effet de son poids.

---

(1) Hypothèse de Noll, mise par Haberlandt sous forme concrète.

De même dans le géotropisme. Le mouvement dépend de la turgescence grâce à l'agencement des cellules. La direction est imposée par la répartition de l'eau. Le point d'appui est fourni par la quasi-incompressibilité de l'eau qui limite l'affaissement provoqué par le poids. Le point d'appui est ici interne. La pesanteur met le mécanisme en marche, mais c'est en agissant indirectement sur la distribution de l'eau, comme nous le verrons.

Quoiqu'il en soit, la conséquence est une modification ou une reprise de la croissance, une incurvation ou une torsion des organes. La cause est toujours un minime changement dans l'état de la cellule. Faut-il faire appel à une propriété spéciale du protoplasme dont il n'est question ailleurs que parce qu'on croit la voir se revêler ici ?

La membrane cellulaire constitue une gêne pour le mouvement et la sensibilité du protoplasme végétal. Une propriété de ce protoplasme entravé dans son action, si subtile qu'on la suppose, n'explique pas comment tige et racine se dirigent en sens inverse. De l'hypothèse on ne déduit rien à ce point de vue. La question de l'opposition et les autres restent entières. Elles ne sont même pas effleurées. Or l'hypothèse a été imaginée à cause de ces faits jugés irréductibles aux lois connues. Dès lors l'hypothèse est vaine. Par surcroît elle ne repose sur aucun fondement.

On se trouve enfermé dans ce dilemme. Ou bien la substance vivante est douée d'une propriété spéciale et il y a lieu de chercher dans la cellule ce qui met en activité cette propriété. Ou bien il n'existe rien de tel et alors autant chercher dans un bouchon de liège remontant brusquement à la surface de l'eau ce qui a bien pu le prévenir qu'il n'était pas à sa place. Certes il faut regarder ce qui se passe dans la cellule puisque là est la raison du mouvement. Mais constater un changement dans la position relative de ses constituants, de même que constater un désaccord entre les prévisions des physiciens et l'orientation des organes ne suffit pas à prouver l'existence d'une propriété telle que l'irritabilité.

Un facteur propre à la plante dont la réalité est incontestable, est l'agencement des constituants de l'organisme. C'est uniquement parce qu'on ignore comment cet agencement produit le résultat constaté qu'on fait appel à une propriété du protoplasme et une fois cette propriété imaginée on ne sait pas s'en servir pour expliquer le résultat.

Ainsi on en est arrivé à raisonner comme si la plante était douée d'une faculté de perception de la pesanteur et de réaction géotropique, d'une faculté d'éprouver des sensations géoesthésiques suivant l'expression de Czapek, faculté qu'elle doit à une qualité du protoplasme qui s'oppose aux conséquences physico-mécaniques de la pesanteur.

Tel est l'état de la question du géotropisme. L'erreur serait de croire à une propriété qui permettrait à l'organisme d'échapper aux lois de la physique et de la mécanique. Peut-être ne va-t-on pas jusque-là. Mais l'erreur que l'on commet est double : rapporter au protoplasme seul ce qui en réalité est une résultante de l'ensemble des réactions du complexe qu'est l'organisme ; qualifier d'irritabilité un changement dans l'état d'équilibre des forces internes.

II. — LE GÉOTROPISME CONSIDÉRÉ COMME PHÉNOMÈNE PHYSIQUE

Knight a établi en 1806 que les phénomènes de géotropisme, sans relation apparente avec les lois des corps pesants, sont le résultat de l'action de la pesanteur. Le problème en est devenu plus obscur. Il l'était demeuré depuis lors. Des faits nombreux ont été enregistrés ; des renseignements précis ont été réunis. Les points essentiels sont restés sans explication.

Le redressement de la tige malgré son poids, l'opposition entre la racine et la tige dans leurs réactions aux agents extérieurs, l'orientation par la pesanteur de leurs ramifications en sens varié alors que les forces internes nées de la pesanteur ne peuvent que les diriger verticalement, le changement d'orientation provoqué par la pesanteur à la suite de la suppression d'un axe, la localisation de l'action de la pesanteur, la décroissance de la sensibilité dans un système ramifié sont des faits qui ont conservé un caractère mystérieux.

Ces faits multiples, il est possible de les ramener à quelques notions très simples. Il ne se distinguent pas des phénomènes ordinaires de la turgescence et de la croissance que personne n'a jamais songé à considérer comme des faits de sensibilité.

Le géotropisme est, dit-on, le suprême degré de la sensibilité chez les végétaux. On lui applique les termes de la sensibilité humaine. On le déclare rebelle à toute tentative de conciliation avec la physique. On se sert de ses manifestations pour rendre irréfutable la notion d'une irritabilité du protoplasme.

En réalité le géotropisme résulte de l'agencement des corps pesants qui constituent l'être végétal en appareils de turgescence.

La sensibilité des plantes ne saurait être un intermédiaire, une étape, entre les réactions de la matière inerte et les sensations des animaux. La sensibilité est surtout affaire de différenciation. Les impressions de la cellule-œuf ne sont ni les sensations visuelles, ni les sensations de souffrance de l'adulte. La sensibilité des animaux suppose un système nerveux.

Les végétaux doivent au cloisonnement de leur corps en tous sens, à la nature de leurs membranes à la fois élastiques et perméables, une forme de sensibilité qui leur est propre. On juge des animaux par l'homme, du simple par le complexe, faute de pouvoir pratiquer la méthode inverse. Appliquer au règne végétal des notions déjà faussées ne peut que conduire à une vision inexacte des faits. Par ce procédé, on arrive à voir un cerveau dans la coiffe de la racine et à gratifier la plante de cerveaux multiples. Les phénomènes nerveux des animaux ne peuvent fournir d'indication directement applicable aux plantes.

(A suivre)

RECHERCHES

SUR LES

FRANKÉNIACÉES[1]

par M. E. SURGIS

PREMIÈRE PARTIE

SYSTÉMATIQUE

La famille des Frankéniacées est une petite famille de plantes dicotylédones voisine de celle des Caryophyllées, à laquelle elle a été longtemps incorporée. Ce sont en général des plantes halophytes se trouvant au bord de la mer ou dans les lieux secs, déserts ou salés des contrées subtropicales et tempérées des cinq parties du monde. (Pl. 1, fig. 3).

TECHNIQUE

Ce chapitre nous a paru nécessaire parce que nous avons constaté que la plupart des erreurs de nos devanciers étaient des erreurs de dissection dues à la petitesse des fleurs, à leurs caractères intrinsèques et surtout à l'intrication des organes. Il faut étudier : 1° une fleur dans la période qui suit immédiatement l'anthèse, car les fleurs se flétrissent vite chez les Frankéniacées et l'ovaire y est très accrescent ; 2° une fleur passée, pour noter la grandeur relative des différents organes ; 3° une préfloraison qui fournit des caractères intrinsèques importants et seule permet d'étudier le pollen, la forme des stigmates et de dénombrer à coup sûr les étamines souvent rongées par les insectes ; 4° toutes les fois qu'on le pourra, plusieurs fleurs car le nombre des éléments de certains verticilles floraux varie assez souvent chez certaines espèces.

---

[1] Cet article est un résumé de l'ouvrage suivant : « Sur les Frankeniacées. » du même auteur. Etude.

Toutes nos préparations ont été montées à la gélatine glycérinée. Ce procédé a de nombreux avantages : il permet une conservation très longue des dissections auxquelles on peut revenir toutes les fois qu'il en est besoin ; on peut faire des mesures d'organes très exactes, de faciles comparaisons avec les espèces voisines, des dessins très rapides à la chambre claire, etc.

NOMENCLATURE

Nous avons indiqué dans ce chapitre les noms donnés par les auteurs à la famille : *Frankéniées* Aug. de Saint Hilaire ; *Frankenia* G. Don ; *Frankeniæ* A. Saint-Hilaire ; *Frankéniacées* Alp. DC. *Francoacées* Gœbel (par erreur) ; *Frankeniaceæ* A. P. DC.

HISTORIQUE

La famille des Frankéniacées tire son nom de celui du plus important des genres qui la composent, le genre *Frankenia*, qui a été lui-même créé par Linné in *Genera plantarum*, éd. 1, p. 129 (1737).

La famille fut établie par Aug. de Saint-Hilaire dans son *Mémoire sur les plantes auxquelles on attribue un placenta central libre*, p. 39 (1816).

Citons parmi les auteurs qui s'en sont occupés, et dont la liste a été donnée dans notre ouvrage, seulement les principaux, et en particulier ceux qui ont décrit des genres nouveaux.

Les Frankéniacées ne comprenaient à l'origine que le seul genre *Frankenia*. A cette date, Aug. de Saint-Hilaire, sous le titre de *« Aperçu d'un voyage dans l'intérieur du Brésil »*, publie dans les *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, vol. IX, p. 352 (1822), la diagnose du genre *Luxemburgia*, nouveau groupe de « Frankéniacées », genre comptant 4 espèces.

A. P. DC., dans son *Prod. syst. reg. veg.* 1, p. 349 (1824), leur attribue 3 genres : aux genres *Frankenia* et *Luxemburgia*, il ajoute le genre *Beatsonia* Roxb., *Fl. St.-Hél.*, in. *Itin. Beats.*, p. 300 (1816).

Il donne la diagnose de 2 espèces de *Luxemburgia*, de 1 espèce de *Beatsonia* et de 16 de *Frankenia*, parmi lesquelles celle de *F. Nothria*, synonyme de *Nothria repens*, Berg., *Descrip. pl. Cap.*, p. 171 (1767).

Sprengel, in *Syst. veg.*, vol. II, p. 134 (1825), n'admet plus qu'un seul genre pour les Frankéniacées. Il exclut le genre *Luxemburgia* et fait du *Beatsonia portulacifolia* Roxb., le *F. Beatsonia*.

Reichenbach, in *Conspectus reg. veg.*, p. 188 (1828), n'admet plus les Frankéniacées comme famille distincte ; il fait entrer les genres *Frankenia*, n° 4902 et *Beatsonia*, n° 4903 dans la tribu des *Sauvageseæ* de la famille des Violacées.

G. Don, dans *Gen. Syst. Gard. a. Bot.*, vol. I, p. 375 (1831), divise les *Frankeniaceæ*, en deux sections ; la section I, *Frankeniæ*, comprend les genres *Frankenia* et *Beatsonia* ; la section II, *Sauvageæ*, comprend les genres *Luxemburgia*, *Sauvagesia* et *Lavradia*. Il est à remarquer que cette seconde section comprend exclusivement les genres qui seront définitivement exclus par les auteurs suivants.

Rafinesque, in *Flora Telluriana*, second part, Cent. IV, p. 93, (1836), crée deux nouveaux genres : le genre *Streptima* qui comprend les *Frankeniaceæ* à fleurs du type 5 et le genre *Menetho* qui comprend celles du type 4. Il conserve le genre *Frankenia* qui ne renferme plus que les espèces méditerranéennes et reprend le genre *Nothria* auquel il attribue le *F. pulverulenta ;* le tout sans aucune justification et avec de nombreuses erreurs matérielles.

Ed. Boissier, in *Diagn. pl. orient. nov.*, sér. 1, n° 6, p. 25 (1845), crée le genre *Hypericopsis* qui se distingue nettement des autres par ses étamines nombreuses, son style et son ovaire à 4 ou 5 divisions.

Bentham et Hooker, in *Gen. pl.*, I, p. 140 (1862), donnent une bonne diagnose de la famille qu'ils réduisent au seul genre *Frankenia*. Les genres *Hypericopsis* et *Beatsonia* sont ramenés au rang d'espèces sans tenir compte du nombre des étamines, de la division du style et du nombre des carpelles qui sont les caractères les plus importants chez les Frankéniacées.

J. Hieronymus, dans *Niederleinia juniperoides el reprasentente de un nuevo genero de la familia de las Frankeniaceas. Bol. Acad. nac. de cienc, Rép. Arg.*, t. III, pp. 212-230 (1879), donne la description du genre *Niederleinia*.

Niedenzu, in Engler u. Pranlt. *Die nat. Pfl.*, III. Teil, 6. Abt.,

p. 283 (1895), divise la famille en 4 genres : *Hypericopsis*, *Frankenia*, *Beatsonia*, et *Niederleinia*.

K. Reiche, in *Etudes critiques sur la flore du Chili*, t. I, p. 169 (1896), ajoute le genre *Anthobryum* à la famille, ce qui porte à 5 le nombre de ses genres. Le genre *Anthobryum* avait été créé par Philippi in *Verz. d. auf den Hoch. d. Prov. Antof. u. Tarap. ges. Pfl.*, s. 81 (1891) et attribué aux Primulacées. Mais Reiche, dans App. et Emend. aux t. 1 et 2, affirme que les deux espèces d'*Anthobryum* créées par Philippi paraissent coïncider avec le *F. triandra*.

Enfin, Niedenzu, in Engler u. Pranlt, loc. cit., *Nachträge* zu III. Teil, 6. Abt (1827), reproduit les affirmations de Reiche, ajoute aux quatre genres qu'il avait précédemment acceptés le genre *Anthobryum*, mais sans étudier ses rapports avec *F. triandria*. Nous aurons à revenir longuement sur cette importante question.

En résumé, presque tous les auteurs qui se sont occupés du groupe des Frankéniacées, lui ont conservé son rang de famille. Les vicissitudes par lesquelles sont passés les genres *Hypericopsis* et *Beatsonia* s'expliquent par le fait que les auteurs qui ont tenté une division de la famille, l'ont basée sur des caractères très variables tirés de la pilosité, des feuilles, du calice ou de la corolle au lieu de s'adresser aux étamines et aux carpelles qui fournissent les caractères les plus constants.

DIVISION DE LA FAMILLE (1).

+ *Fleurs femelles seules connues.* — Anthères des staminodes introrses, dressées à l'extrémité du filet, uniloculaires. Un seul placenta placentifère. Toujours une seule graine . . . . **I. Niederleinia.**

+ *Fleurs hermaphrodites.* Anthères des étamines extrorses, versatiles, biloculaires et échancrées aux deux extrémités. Tous les placentas placentifères. Une ou plusieurs graines à chaque placenta.

× Etamines en nombre indéterminé, environ 20.

---

(1) On trouvera la diagnose de la famille, celle des genres et des espèces dans notre « Etude sur les Frankéniacées » Cf. p. 409, en note. *Nous ne reproduirons ici que les diagnoses des espèces nouvelles.*

Sous-arbrisseau à ramification opposée puis dichotomique, feuilles opposées ou faussement verticillées quaternées : fleurs terminales ou dans l'axe des dichotomies, à 2 feuilles florales : calice à 6-7 sépales : corolle à 6-7 pétales appendiculés ; ovaire à 4-5 carpelles ; ovules nombreux : 1 style, 4-5 stigmates . . . . **II. *Hypericopsis***

Etamines en nombre bien déterminé : 3, 4, 5 ou 6.

— Etamines en nombre impair : 3 ou 5.

● 2 carpelles, toujours 5 étamines.

Arbrisseaux à ramification opposée, jamais dichotomique ; feuilles opposées, jamais par 4 et faussement verticillées quaternées ; fleurs solitaires et terminales, à 4 feuilles florales ; calice à 5 sépales ; corolle à 5 pétales sans appendice ; ovaire à 2 carpelles, ovules nombreux ; 1 style, 2 stigmates . . . . **III. *Beatsonia***

● 3 carpelles, 3 ou 5 étamines.

Plantes ligneuses, naines, en coussin ; feuilles opposées, presque imbriquées ; fleurs solitaires, terminales ou dans l'axe des dichotomies, à 2 feuilles florales ; calice à 5 sépales ; corolle à 5 pétales appendiculés ; ovaire à 3 carpelles, ovules nombreux : 1 style, 3 stigmates. . . **IV. *Anthobryum***

— Etamines en nombre pair : 4 ou 6.

Herbes ou sous-arbrisseaux à ramification opposée puis dichotomique ; feuilles opposées ou faussement verticillées quaternées ; fleurs terminales ou dans l'axe des dichotomies, solitaires ou en faux-épi, ou en faux corymbe, ou en tête globuleuse ; calice à 5 sépales ; corolle à 5 pétales appendiculés ; ovaire à 2 ou 3 carpelles, ovules en nombre variable ; 1 style, 2 ou 3 stigmates. . . . . **V. *Frankenia***

GENRE I. — NIEDERLEINIA Hieronymus.

Ce genre, créé par J. Hieronymus : *Niederleinia juniperoides el représentante de un nuevo genero de la familia de las F.*, in *Bol. Acad. cien. Rép. Arg.*, t. III, Cordoba, pp. 219-230 (1879), et dédié par lui au jeune Niederlein qui faisait partie de l'expédition du général

Roca dans le désert de Patagonie, ne contient qu'une espèce, le *Niederleinia juniperoides* Hieron.

Spegazzini a donné in *Nova add. flor. Patag.*, *An. Mus. Buenos-Aires*, t. 7, p. 237 (1902), comme synonyme à *N. juniperoides* Hieron., le *Frankenia microphylla* Cavanilles *var. juniperina* (Hieron.). Dans *Fl. prov. Buenos-Aires*, p. 67 (1905), il dit : « Le Dr. Hieronymus a publié cette espèce (*F. microphylla* Cavan.) sous le nom de *Niederleinia juniperoides* Hieron., en se fondant sur des échantillons mal développés et incomplets. »

Nous avons eu en mains, d'une part, un échantillon répondant en tous points à la diagnose et aux dessins de Hiéron ; d'autre part, un fragment du type de Cavanilles. De leur étude comparative nous avons pu conclure que les deux plantes sont bien différentes et qu'il fallait rejeter la synonymie proposée par Spegazzini.

La fig. publiée par Hieronymus, in l, c., fort exacte dans son ensemble, ne rend cependant pas compte de la forme du sommet du limbe des pétales; notre Pl. 1, fig. 4, qui contient les 5 pétales d'une même fleur comble cette lacune; en outre, elle représente le calice (très différent de celui de *F. microphylla* Cav.), le style avec ses 3 stigmates, organes très importants pour la classification des Frankéniacées, enfin une plantule isolée.

GENRE II. — HYPERICOPSIS Boissier

Nous n'avons eu que peu de choses à ajouter à l'excellente diagnose de ce genre donnée par Ed. Boissier : *Diag. plant. orient, nov.* Sér. I, n° 6, p. 20 (1845), et à celle de son unique espèce, l'*H. persica* B., mais l'étude de l'échantillon de Kotschy, n° 462, nous a amené à créer la variété suivante :

HYPERICOPSIS PERSICA Boissier, *var. angustifolia* Surgis, *var. nouv.*

Cette variété se distingue de l'espèce type par les caractères suivants : pas de ramifications dès la base, mais une tige unique; rameaux et ramuscules beaucoup plus grêles ; feuilles très nombreuses dès la base ; la plante porte tous les intermédiaires entre la feuille entièrement plane et la feuille à marge complètement révolutée, mais toujours les feuilles, même planes, sont très étroites.

DIST. GÉOG. : Perse australe. — Bords du lac salé Németck Derja, près de Schiraz (Kotschy, N° 462ᵃ !, in Herb. Deles (type !), Dracke, etc.)

Trois figures avaient été publiées sur le genre *Hypericopsis*, ce sont : Jaub. et Spach : *Illust. pl. orient.*, vol. II, tab. 188 (1844-1846), — Schnizlein : *Iconog. fam. nat. reg. veg.*, vol. III, p. 192 (1843-1870). — Niedenzu, in Engler u. Prantl : *Die natürl. Pfl.*, III. Teil, 6. Abt., p. 287 (1895).

De ces trois fig., une seule, celle de Jaub. et Sp. est originale et intéressante. Celle de Schn. et celle de Engl. u. Pr. ne sont que des copies de la première.

Le limbe du pétale est loin d'avoir toujours le sommet arrondi comme l'indiquent Jaub. et Sp. ; de plus, il est toujours dentelé et comme rongé. Les loges des anthères sont plus longues et plus étroites Enfin nous n'avons jamais trouvé d'ovules portant à la partie inférieure la ligne transversale et la solution de continuité indiquées dans la fig. 13, ainsi que dans le dessin original des auteurs que nous avons examiné dans l'herbier du Muséum de Paris.

Notre Pl. 1, fig. 5, corrige ces erreurs et complète la Pl. de Jaub. et Spach.

GENRE III. — BEATSONIA Roxburgh.

Ce genre a été créé par Roxburgh : *Alph. list of plants...* p. 300 in *Tracts rel. Isl. S. Helana*, by Beat. (1816). Il ne contenait à l'origine qu'une espèce, le *B. portulacifolia* R. Mais la plupart des herbiers que nous avons étudiés contiennent des échantillons de deux plantes d'aspect fort différent et chez lesquelles une étude minutieuse nous a fait découvrir des différences morphologiques plus que suffisantes pour en faire les représentants de deux espèces bien distinctes. D'où la

Division du genre Beatsonia *Roxburgh.*

+ Rameaux divariqués, brusquement renflés aux nœuds, pubérulents ; feuilles pubérulentes sur les deux faces, de forme variable sur une même plante : planes et orbiculaires, ou révolutées et globuleuses ; calice pubérulent, pétales exserts, style deux fois plus long que l'ovaire, branches stigmatiques égales au 1/4 de la longueur du style, capsule beaucoup plus courte que le calice. . . . . 1 *B. portulacifolia* Roxburgh.

+ Rameaux dressés et pressés contre la tige, insensiblement renflés aux nœuds, absolument glabres ; feuilles glabres en dessus et très pubérulentes en dessous, toutes sembables sur la même plante : oblongues et nettement révolutées ; calice glabre, pétales dressés, style égal à l'ovaire, branches stigmatiques très courtes, capsule presque égale au calice. . . . 2. *B. Compacta* Surgis.

BEATSONIA PORTULACIFOLIA Roxburgh (Pl. 2, fig. 1).

La diagnose princeps de Roxb. ne mentionne pas de type : mais elle se rapporte point par point à la première des espèces que nous avons distinguées dans le genre, espèce à laquelle nous avons par conséquent conservé le nom de *B. portulacifolia* Roxb. Notre description a été faite d'après la plante récoltée par Burchell en 1819. L'herb. du Mus. de Paris en contient un échantillon. L'herb. du Prod. en possède 3 et ne possède que ceux-là. C'est donc bien au *B. portulacifolia* Roxb. qu'il faut rapporter la diagnose de D C. in Prod., I, p. 350.

La plupart des auteurs qui ont décrit cette espèce ont employé l'expression de « *feuilles charnues* ». C'est là une erreur; comme le montre une coupe, toutes les feuilles sont minces et leur aspect globuleux ou charnu provient de leur enroulement.

Deux fig. ont été publiées sur cette espèce, ce sont :

Hooker's *icon.*, *pl.*, Third séries, vol. I or vol. XI of the entire Work, pl. 1058 (1867-1871). — Melliss : *loc. cit.*, pl. 25. La fig. de Melliss, postérieure à celle de Hooker, n'est qu'une copie de celle-ci Quelques éléments ont été déplacés, les feuilles ont été supprimées et l'ensemble n'est que l'image virtuelle de la fig. de Hooker obtenue dans un miroir plan.

Dist. Géog. : Endémique dans l'île de Sainte-Hélène où elle croît sur les sols rocheux, stériles, près du rivage, à l'altitude de 1 à 3 m. Abondante sur les côtes S. et E. de l'île : Lots rivage ; Sandy Bay and Deeps Valley (Burchell. 1819) ; Sandy Bay Barn, near The Asses Ears (Melliss). — A part quelques plantes égarées sur le bord E. de High Knoll, elle est inconnue sur la côte N. de l'île (Melliss).

(A suivre)

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
1re PARTIE : PALÉOZOÏQUE

par **M. A. CARPENTIER**

(suite)

M. B. Sahni (1) a décrit un spécimen de *Clepsydropsis*, trouvé près du Mt Tangorin, Nouvelle Galles du Sud et probablement d'âge carbonifère. C'est d'ailleurs la même espèce que Mrs Osborn (2) a signalée antérieurement dans la Nouvelle Galles du Sud à un niveau qui paraît appartenir au Dévonien supérieur. Le spécimen de Barraba étudié par Mrs Osborn est particulièrement intéressant parce qu'il réunit les caractères à la fois des deux genres *Clepsydropsis* et *Ankyropteris*. L'origine de la trace foliaire dans les deux genres est la même. Elle sort sous la forme d'un anneau de bois fermé qui s'aplatit ensuite tangentiellement et se rétrécit au milieu (forme en clepsydre).

M. Sahni a émis récemment des idées originales sur le mode de division de la feuille des *Zygoptéridées* (3). Celles-ci, comme toutes les plantes à feuilles pennées, n'ont qu'une rangée de pennes (rachis secondaires) de part et d'autre du rachis primaire. Se basant sur l'analyse détaillée qu'a donnée du *Stauropteris oldhamia*, M. P. Bertrand, il admet que la *pièce sortante*, née latéralement de la masse libéro-ligneuse du pétiole primaire, équivaut à la trace d'un rachis *secondaire* (penne) et que les divisions de cette *pièce sortante* aboutissent aux rachis d'*ordre tertiaire* (folioles). Conclusions : les auteurs appellent rachis secondaires chez les diverses *Zygoptéridées* (*Stauropteris*, *Metaclepsydropsis*, *Diplolabis*, *Dineuron*, *Etapteris*) des divisions d'ordre tertiaire (pinnules) ; le *Stauropteris oldhamia* n'a pas un mode spécial de ramification, l'édification de sa fronde est rectangulaire ; mode général, d'après M. Sahni, chez les *Zygoptéridées* ; il est probable que le *Gyropteris sinuosa* Gœppert est un rachis secondaire d'une forme telle que *Diplolabis* ou *Metaclepsydropsis*. Dans le tableau d'ensemble qu'il donne des *Zygoptéridées*, l'auteur place (avec doute) le *G. sinuosa*, entre les genres *Diplolabis* et *Metaclepsydropsis*, sur la même ligne de descendance à partir du g. *Dineuron*. Les lignes parallèles sont moins nombreuses que dans le dernier tableau de M. Paul Bertrand (1).

---

(1) B. SAHNI : On an Australian Specimen of *Clepsydropsis*. (*Annals of Botany*, XXXIII, pp. 81-92 ; pl IV. 1919).

(2) Mrs E. M. OSBORN : Preliminary observations on an Australian *Zygopteris*. (*Report British Assoc.*, pp. 727-728. 1915).

(3) Birbal SAHNI : On the branching of the Zygopteridean leaf and its relation to the probable « pinna » nature of *Gyropteris sinuosa* Gœppert. *Annals of Botany*, XXXII, pp. 369-379 ; 2 text-fig. ; July 1918.

A l'instigation de M. Scott, M. Sahni souligne une différence qui existe entre la trace de la penne, double à son origine chez le genre *Etapteris*, simple au contraire dans *Metaclepsydropsis*, *Diplolabis*, *Stauropteris*, *Dineuron*. Les *Zygoptéridées* se divisent en deux groupes ou sous-familles : 1° les *Clepsydroïdées*, qui comprennent les types les plus primitifs (g. *Clepsydropsis* du Dévonien supérieur, g. *Asterochlœna* du Permien). Les boucles périphériques demeurent fermées, la trace de la penne (rachis secondaire) naît sous forme d'anneau. Le genre *Clepsydropsis*, dont la diagnose est modifiée, comprend les *Clepsydropsis*, *C. antiqua*, *C. kirgisica* et les *Ankyropteris*. 2° les *Dineuroïdées* qui comptent les autres *Zygopteridées* : les boucles périphériques s'ouvrent à chaque départ d'une trace de penne et la forme en arc de cette trace est caractéristique.

G. *Asterochlæna*. — M. Paul Bertrand, après avoir résumé les caractères des stipes de l'*Asterochlæna laxa* Stenzel dans une note préliminaire (2), a fait paraître une monographie très documentée sur ce sujet (1), après étude de diverses coupes provenant du Permien de Chemnitz (Saxe). Les stipes dressés mesurent de 4 à 5 cm. de diamètre ; vont en s'élargissant vers le haut avec l'âge. Ils portent de nombreuses frondes ; les pétioles et les racines nombreuses leur constituent un revêtement. La masse libéro-ligneuse centrale est profondément lobée : le centre en est occupé par des fibres primitives recloisonnées (*parenchyme interne*) mêlées à des éléments plus gros, courts, à ornements scalariformes (= *trachéides internes* de M. Scott). Les lobes ou lames ligneuses sont exclusivement constituées par du bois primaire, (vaisseaux scalariformes). Chaque lame est partagée en deux par une bande médiane de protoxylème. « Ce caractère, nous citons M. Bertrand, appartient en propre aux stipes des *Asterochlæna* ; il permet de les distinguer non seulement de toutes les fougères actuelles, mais encore de toutes les autres Inversicaténales... » Les lames ligneuses sont bilobées ou trilobées à la périphérie ; chaque lobe est destiné à une trace foliaire. On observe une tendance très nette à la verticillation des traces foliaires ; sur un échantillon, conservé à Fribourg-en-Brisgau, on observe non moins de 10 traces foliaires par verticille avec alternance d'un verticille à l'autre. Les états successifs de la trace foliaire, depuis son point d'émission, ont été relatés par M. Bertrand. Le desideratum exprimé par M. Scott (2) est donc rempli et la relation des pétioles et de la stèle est aujourd'hui connu. A son origine la trace foliaire apparaît comme une masse ligneuse pourvue d'un pôle unique central (*anneau virtuel*) ; la masse ligneuse se sépare ensuite de l'extrémité au sommet du lobe d'où elle provient. Puis la trace affecte la forme *clepsydroïde* : la masse ligneuse est ovoïde à deux pôles situés vers les extrémités du grand axe. Chacun des groupes trachéens se transforme, à un niveau plus élevé, en une *boucle périphérique* qui se tourne peu à peu vers la face postérieure du pétiole ; les boucles donnent naissance aux anneaux ligneux destinés aux pétioles secondaires, elles demeurent fermées dans la trace foliaire d'*Asterochlæna*. De ce fait les affinités des *Asterochlæna* avec les *Clepsydropsis* sont plus nettement accusées qu'avec le g. *Dineuron* : L'auteur expose la théorie sur l'évolution du stipe chez les *Zygoptéridées*. Les plus primitives de celles-ci offrent dans leur stipe une masse ligneuse radiée, à lames indépendantes (g. *Clepsydropsis*); *par condensation* ce système ligneux dispersé a donné une étoile ligneuse continue (*g. Asterochlæna*), toujours *par condensation*, l'étoile ligneuse continue est devenue une masse de bois pleine à contour circulaire *Diplolabis Rœmeri*).

---

(1) Paul Bertrand : *op. cit* in *Progressus rei botanicæ*, Bd. IV, Hft II, p. 224 1912.

(2) P. Bertrand : Caractères généraux des stipes d'*Asterochlæna laxa* Stenzel. (*Comptes-rendus Ac. Sc. Paris*, CLI, pp. 1088-1089 ; 5 déc. 1910).

---

(1) P. Bertrand : Structure des stipes d'*Asterochlæna laxa* Stenzel (*Mém. Société géologique du Nord*, t. VII, I ; pp. 1-72 ; pl. I-VII ; 8 fig. dans le texte. 1911).

(2) D. H. Scott : *Studies in fossil Botany*, 2^d^ édit., 1909, p. 325.

Comme exemple de stipe à étoile ligneuse compacte, M. P. Bertrand cite, dans son mémoire, une nouvelle espèce, le *Zygopteris Kidstoni*, recueilli par M. R. Kidston (1) à la base de la *Calciferous Sandstone Series* d'Ecosse. Le stipe du *Z. Kidstoni* de taille exiguë (3 ou 4 mm. de diamètre), possède une étoile ligneuse à cinq branches comme l'*Ankyropteris Grayi*, mais du type *compact*, sans lames médianes de protoxylème et sans parenchyme interne.

Une autre théorie, s'oppose à celle de M. Paul Bertrand, c'est la théorie de l'élaboration continue à partir d'une protostèle non différenciée. Dans cette hypothèse l'*Ankyropteris Grayi* ne serait pas un stade intermédiaire dans la condensation, mais marquerait une étape déjà avancée dans l'évolution de la protostèle primitive (1).

Affinités du g. Asteropteris. — Dawson, en 1881, avait décrit sous le nom d'*Asteropteris noveboracencis* un stipe de fougère qui lui paraissait apparentée au genre *Zygopteris* de Schimper et dont la structure de la stèle centrale lui semblait offrir des traits frappants de ressemblance avec le *Cladoxylon mirabile*, du *Dévonien* de Thuringe. M. Paul Bertrand a repris l'étude de cette fougère ancienne, provenant du *Portage group* de Milo (New York), sans doute du *Dévonien supérieur*; il a discuté ses affinités et la place à lui donner dans la classification. Ce genre fait partie de la famille des *Zygoptéridées*, ordre des *Inversicaténales*. Il s'agit d'une plante herbacée à stipe dressé, à frondes verticillées et à verticilles successifs superposés. Le stipe, qui mesure environ 2 cm. de diamètre, montre en son centre une masse ligneuse étoilée, compacte, offrant de 10 à 12 branches ou lames rayonnantes, à structure comparable à celle des stipes d'*Asterochlæna*, mais plus simple. Chaque branche de l'étoile est pourvue d'une boucle polaire (*peripheral loop* de M. Gordon) à son extrémité libre, tandis que dans le genre *Asterochlæna*, il n'y a pas de boucles périphériques. Les traces foliaires possèdent une masse ligneuse en X, pourvue de quatre boucles polaires : ce sont des traces zygoptéridiennes, mais chez lesquelles le plan de symétrie droite-gauche tend à disparaître. Les traces foliaires d'*Asteropteris* rappellent tout particulièrement, sauf ce dernier détail mentionné, les traces des *Diplolobis* et dés *Stauropteris*. M. P. Bertrand laisse ce genre, provisoirement du moins, à côté des *Asterochlæna*, parmi les *Zygoptéridées*. Les analogies de structure, déjà constatées par Dawson, entre les *Cladoxylées* et le genre *Asteropteris*, seraient d'après M. Bertrand, le résultat d'une convergence.

---

(1) P. Bertrand : *op. cit*, 1911, pp. 55, 56 ; fig. 9 dans le texte — *Progressus*, 1912, p. 258, fig. 43.

(1) D. H. Scott : A palaeozoic fern, the Zygopteris grayi of Williamson (*Annals of Botany*, XXVI, p. 64. 1912).

G. *Stauropteris*. Affinités. — Ce genre est connu dès le *Carbonifère inférieur*. Le *Stauropteris* de Burntisland (Écosse), rapporté d'abord au *S. oldhamia* par Williamson, constitue pour M. Bertrand une espèce distincte du *S. oldhamia*, de Shore-Littleborough (Angleterre), qu'on a trouvé aussi dans le Westphalien d'Oldham, et de la Ruhr. M. Hörich (1) a reconnu dans un nodule du *Culm* de Rudelstadt (Silésie) une coupe d'un rachis de *Stauropteris* qui lui paraît offrir les plus grandes ressemblances avec une fine ramification du rachis du *S. oldhamia* (2).

On sait que les rachis des *Stauropteris* sont très ramifiés : le limbe fait complètement défaut : il s'agit sans doute d'une xérophyte. Les ultimes ramifications des frondes auxquelles était dévolue la fonction chlorophyllienne portaient, suivant les observations de M. Chodat (3), des organes glandulaires que Mrs Rina Scott avait décrits en 1908 sous le nom de *Bensonites fusiformis* (4), et que

---

(1) O. Hörich : Einige strukturbietende Pflanzenreste aus deutschen Culm und Devon (*Jahrb. d. Königl. Preuss. Geolog. Landes.*, XXXVI, 1, Hft. 3, s. 514-516 ; Taf. 28, Fig. 4, 1915).

(2) P. Bertrand : Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, p. 58 ; pl. V, fig. 31, 1909.

(3) R. Chodat : Le Bensonites fusiformis H. Scott, glandes du *Stauropteris Burntislandica*. P. Bertrand (*Bull. Soc. bot. Genève*, III, pp. 358-360, 1911).

(4) Rina Scott : On Bensonites fusiformis sp. nov., a fossil associated with *Stauropteris burntislandica* and on the sporangia of the latter (*Ann. of Bot.*, XXII, pp. 683-687, pl. 34, 1908).

MM. Kidston et Gordon ont découverts dans la *Calciferous sandstone series* d'Ecosse (1).

La tige des *Stauropteris* est jusqu'ici inconnue. Dans sa thèse sur les Zygoptéridées, M. P. Bertrand a fait une étude complète des traces foliaires du pétiole primaire et des rachis de divers ordre (2). Il aboutit à cette conclusion : « la trace foliaire est rigoureusement comparable à la trace zygoptéridienne ; on peut dire que c'est une trace zygoptéridienne dans laquelle la masse ligneuse est réduite aux quatre antennes, terminées chacune par un renflement récepteur rudimentaire .. Le genre *Stauropteris* fait partie de la famille des Zygoptéridées au même titre que le genre *Ankyropteris* ; c'est à côté de ce genre qu'il convient de le placer (3) ».

En 1909, M. Scott écrivait : « Je suis porté à admettre avec MM. Bertrand que la parenté est très proche entre *Stauropteris* et *Zygopteris*. Cependant l'absence d'un anneau sporangial chez *Stauropteris* est une réelle différence ; mais il faut aussi rappeler que *Diplolabis* (genre qui présente aussi des affinités avec *Zygopteris*) offre la même particularité (4) ».

O. Lignier (5) a insisté tout particulièrement sur les caractères des sporanges, dans un mémoire où il considère les *Stauropteris* en comparaison avec les œnoptéridées. « L'organisation de l'appareil sporangial, le port du mériphyte et même sa structure anatomique sont d'accord pour affirmer que le *Stauropteris oldhamia* n'est pas une Cœnoptéridée. Il est notablement plus primitif que les plantes de ce groupe et doit vraisemblablement, en raison de la nature de son appareil sporangial, être placé parmi les *Primofilicées* et en raison de son appareil végétatif être rangé parmi les genres les plus élevés de ce groupe... Les caractères anatomiques se montrent cependant un peu moins affirmatifs que les autres... Cela tient peut-être tout d'abord à ce que nous n'avons pas suffisamment d'éléments à notre disposition pour bien apprécier la valeur des différences, mais aussi probablement à ce que les caractères anatomiques profonds persistent en général plus longtemps que ceux de la morphologie externe. Leurs modifications ne se font que plus lentement et plus insensiblement de telle sorte qu'ils sont, en général, moins aptes à caractériser les familles et les groupes peu étendus et qu'ils ne fournissent pas de limites nettes (1). »

---

(1) R. Kidston, W.T. Gordon : Report of the Committee investigating the Lower carboniferous flora at Gullane (*British Association*, C (geology), Newcastle 1916) (*Geological Magazine* Dec. VI, IV, N° 1, January 1917, p. 29).

(2) P. Bertrand : Etudes sur la fronde des Zygoptéridées, pp. 15-96 ; pl. I fig. 1 ; II, fig. 2-12 ; III-VIII. 1909.

(3) *Ibid.* p. 272.

(4) D. H. Scott : *Studies in fossil botany*, 1909, p. 340.

(5) O. Lignier : Le *Stauropteris oldhamia* Binney et les Cœnoptéridées à la lumière de la théorie du mériphyte. (*Mém. Soc. bot. France*, N° 24, pp. 1-33, 11 fig. 1912).

G. *Stereopteris.* — MM. Scott et Jeffrey (2) ont découvert, parmi des nodules contenant des végétaux à structure conservée et provenant des *Schistes de Waverley* du Kentucky (Amérique), un fragment de pétiole de fougère, intéressant pour sa structure remarquable et pour son ancienneté (la base des schistes de Waverley, d'où vient le spécimen en question appartient au *Carbonifère inférieur* sinon au *Dévonien supérieur*). La section transversale du pétiole (?) est elliptique et mesure 16 sur 14 mm. ; la zone externe de l'écorce est fibreuse, sa zone interne offre des séries rayonnantes de cellules. La masse ligneuse solide est caractérisée par la courbure des deux extrémités (où sont les pôles) et par le renflement de sa région médiane (peut être homologue de *l'apolaire* de M. Bertrand). La conformation générale rappelle assez bien *Clepsydropsis* ou surtout *Asterochlæna*, mais la masse ligneuse complètement solide, sans boucles périphériques et à protoxylème externe, place à part ce fossile, que les auteurs nomment *Stereopteris annularis* et qu'ils rangent parmi les *Primofilices* d'Arber.

PSARONIÉES (3).

G. *Psaronius.* — Cyrille Grand'Eury dans ses *Recherches géobotaniques* (4) a donné les résultats de ses longues observations sur les

---

(1) *Ibid.*, p. 29 et 27.

(2) SCOTT and JEFFREY : On fossil plants showing structure from the base of the Waverley shale of Kentucky (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, S. B., CCV, pp. 341-345 ; pl. XXXII, fig. 42 et pl. XXXIII, fig. 45-48, 1914).

(3) Cf. D. H. SCOTT, *Studies in fossil botany*, pp. 294-304, 1909. — A. C. SEWARD, *Fossil plants*, II, ch. XXIII, 1910. — P. BERTRAND in *Progressus rei botanicæ*, IV, 2, pp. 281-296, 1912. — F. PELOURDE, *Paléontologie végétale*, pp. 254-268, 1914.

(4) F. C. GRAND'EURY : Recherches géobotaniques sur les forêts et sols fossiles et sur la végétation et la flore houillères, I, 1, p. 26 ; 2, pp. 80-83. Béranger éd. Paris, 1912-1913.

Psaronius, qui « se plaisaient dans les bourbiers marécageux ». Il incline « à croire avec Zeiller, de Solms-Laubach et Pelourde que les racines libres de tous les *Psaronius* sont lacuneuses ». Il a découvert des stolons ou tiges rampantes encore rattachées à la base étalée de troncs de *Psaronius* et entourées de leurs racines ondulées et flottantes. Ces sols de végétation de *Psaronius* « abondent dans le *Stéphanien* avec les *Pecopteris* à *Astherotheca*, les fossiles les plus communs du bassin de la Loire ».

M. Scott (1) a fait connaître la structure de la tige du *Psaronius Renaulti*, provenant des *Lower Coal-Measures* du Lancashire et il est intéressant de noter que cette structure est plus simple que celle des autres *Psaronius* d'âge plus récent : une seule stèle annulaire entoure une moelle bien développée et n'est interrompue que par le départ des traces foliaires. Les racines du *Ps. Renaulti* ne comptent que quelques rayons de bois. Il en est de même des racines du *Psaronius viconiensis*, que nous avons signalé dans le *Westphalien inférieur* du Nord de la France ; ces racines possèdent en leur centre une masse ligneuse en forme de triangle à côtés concaves ; on observe parfois quatre pointements de protoxylème (2).

(A suivre)

---

(1) D. H. Scott, *Studies*, pp. 301, 302; fig. 114, 1909. — E. M. Kershaw : a fossil solenostelic fern (*Annals of Botany*, XXIV, p. 683, 1910).

(2) A. Carpentier : Découverte d'un *Psaronius* à structure conservée dans le Westphalien inférieur du Nord de la France *(C. R. Ac. Sc.*, t. 154, p. 671, 1912). — Note sur un végétal à structure conservée du bassin houiller de Valenciennes (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XLI, pp. 69-84 ; pl. III, 1912).

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES
DU
VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(suite)

3. — Peuplements de Pins silvestres

Des peuplements de Pins, Pin silvestre principalement, ont été constitués, depuis le XVIII^e siècle, en de nombreux points de ce territoire, pour boiser les terrains les plus pauvres.

Sur les pentes du calcaire grossier ainsi que sur les plateaux très secs que forme ce terrain dans l'Ouest du Vexin français (plateau de Follainville, plateau de la Chapelle-en-Vexin, par exemple) les peuplements de Pins silvestres forment des petits bois à contours géométriques, enclavés dans les cultures ou alternés avec les pelouses à *Festuca duriuscula*.

Pour ce qui regarde l'action destructive du Pin vis-à-vis de cette dernière association, je renverrai aux pages que J. Laurent [161] a consacrées aux Pineraies de la Champagne crayeuse et dans lesquelles il signale comme facteurs essentiels de l'évolution, l'abaissement de l'intensité lumineuse et l'accumulation de la couverture morte.

Sur sol siliceux, on rencontre des peuplements étendus de Pins dans les plaines d'alluvions anciennes, çà et là sur les sables de Beauchamp et aux versants des sables de Fontainebleau ainsi que sur certains plateaux meuliers où ils occupent des surfaces importantes (Villers-en-Arthies, Chavençon, etc.).

Suivant l'âge des peuplements et la densité des arbres, le tapis herbacé est plus ou moins homogène et plus ou moins varié.

Dans les peuplements jeunes sur calcaire, on retrouve un certain nombre des espèces de la pelouse à *Festuca duriuscula*.

Dans les peuplements siliceux, ce sont les espèces des landes et bruyères que l'on retrouve ainsi que celles de la Chênaie siliceuse ou du *Corynephoretum* ; la Bruyère cendrée, la Myrtille, la Fougère aigle, parfois aussi *Deschampsia flexuosa* et *Molinia cærulea*, constituent une strate herbacée et suffrutescente discontinue tandis que la strate muscinale, toujours peuplée d'une végétation fongique très riche en éléments spéciaux, devient continue (*Hypnum Schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Scleropodium purum*). Dans les peuplements anciens, sur sol calcaire ou sur sol siliceux, apparaissent parfois deux saprophytes, caractéristiques de l'association du Pin silvestre, *Goodyera repens* et *Monotropa Hypophegos* ; ces peuplements que l'on peut alors qualifier de Pineraie, représentent le terme final de la succession biotique artificiellement déclanchée par l'Homme.

12. — ASSOCIATIONS DES BOIS TOURBEUX

Les différents bois tourbeux de ce territoire, et, plus généralement, ceux du Bassin de Paris, se ramènent à deux types ; l'un développé sur tourbe « alcaline », c'est le taillis tourbeux à *Rhamnus Frangula* et *Polystichum Thelypteris* (cf. pp. 137-140) l'autre, le taillis tourbeux à Sphaignes et *Carex lævigata* qui s'installe sur sol siliceux et tourbe « acide ».

Le premier de ces deux groupements a été analysé avec les associations de tourbières à Hypnacées dont il représente un des termes évolutifs ; j'étudierai ici le second en rappelant au préalable, une fois pour toutes, les affinités floristiques qui relient les deux types, affinités qui ressortent de la comparaison des tableaux XI et XVII.

Taillis tourbeux à Sphaignes et *Carex lævigata*

(Aulnaie à Sphaignes)

Vers la partie supérieure des marnes vertes, à la base des sables de Fontainebleau, les eaux de suintements, avant de se réunir en ruisselets forment, à la tête des petits vallons qui découpent les hautes buttes, des nappes marécageuses déclives, occupées par des bruyères et des taillis (Pl. 9, phot. II, tome 33).

Le caractère distinctif de ces taillis où l'Aulne est constant ainsi que la Bourdaine, le Bouleau pubescent et le Saule cendré, est l'abondance des Fougères et des Muscinées, surtout des Sphaignes; ces dernières trouvent ici, sur un sol siliceux imbibé d'une eau très faiblement minéralisée, les conditions écologiques favorables à leur développement et forment de larges gazons qui dissimulent le sol tourbeux.

Bien que le drainage ait modifié et raréfié ces taillis dans beaucoup de localités (1), on peut encore observer de bons exemples de ce groupement dans la plupart des hautes buttes tertiaires du Vexin français, comme le montre le tableau analytique ci-contre (Tabl. XIX).

Parmi les espèces rencontrées dans d'autres relevés ou fragments de l'association, quelques unes ont une valeur caractéristique régionale : *Polystichum Oreopteris* (bois du Mesnil-Lancelevée près Serans) et *Sphagnum teres* (bois du Bout-du-Bois près Montagny) n'ont été observées que dans ces taillis tourbeux (2).

En dehors des espèces accessoires citées dans le tableau XIX, la présence des plantes suivantes dans le groupement doit aussi être signalée : *Sphagnum subnitens* qui est plutôt une Sphaigne de stations bien éclairées, *Acrocladium cuspidatum*, *Fissidens adiantoides*, *Maianthemum bifolium*, *Galium palustre*, *Lotus uliginosus*, *Juncus supinus*, *Oxalis Acetosella*, *Menyanthes trifoliata*, *Vaccinium Myrtillus*.

Sous forme de fragments, cette association se retrouve dans les mares siliceuses ombragées et envahies par les Sphaignes; *Salix cinerea* et *Betula pubescens* y sont communs tandis que l'Aulne y est très rare.

Lorsque les arbres sont coupés, la végétation herbacée du taillis tourbeux se modifie à la fois quantitativement et qualitativement; certaines espèces effacées dans le taillis deviennent prépondérantes. *Juncus effusus*, *J. supinus*, *Cirsium palustre*, *Scirpus setaceus*, *Galium palustre* rares ou absents dans le taillis, sont alors large-

---

(1) Il faut également signaler l'enlèvement des Sphaignes pour la culture des Orchidées de serre, pratique qui entraîne la destruction rapide du tapis muscinal et herbacé caractéristique.

(2) Dans les fossés de drainage, les bactéries ferrugineuses sont localement dominantes avec une Myxophycée également fixatrice de fer, le *Leptothrix ochracea*; un Ascomycète, le *Mitrula paludosa* est fréquent dans cette station.

Tableau XIX

TAILLIS TOURBEUX A SPHAIGNES ET *CAREX LÆVIGATA*

Les relevés ci-dessous proviennent des localités suivantes : bois des Garennes (1) et de Galluis (2) Cne de Lainville, bois de Villers-en-Arthies (3), bois de la Bucaille Cne d'Aincourt (4), massif de Neuville-Bosc (5 et 6), molière de Serans (7).

	ESPÈCES	1	2	3	4	5	6	7
	EXCLUSIVES							
	Trichocolea tomentella	+	pa	..	r	..	pa	..
	Sphagnum Russowii	+	..	..	..	..	..	..
	S. squarrosum	..	rr	..	..	r	..	+
H	**Carex lævigata**	+	r	pa	pa	ta	r	..
	ELECTIVES							
	S. fimbriatum	..	rr	r	..	..	abt	..
	S. recurvum	cdt	+	..	+	pa	+	+
	Polytrichum commune	..	r	abt	+	..	..	..
	Pterygophyllum lucens	+	pa	..	..	..	r	..
H	**Osmunda regalis**	+	pa	rr	..	abt	+	+
H	**Carex echinata**	+	r	pa	+	abt	..	+
	PRÉFÉRANTES							
	Sphagnum acutifolium	+	..	..	..	..	+	..
	S. inundatum	..	..	+	..	..	..	+
H	**Polystichum dilatatum**	+	r	..	rr	..	+	+
H	**Athyrium Filix-femina**	+	abt	r	ta	..	+	+
H	**Blechnum Spicant**	+	pa	..	pa	r	..	+
H	**Scutellaria minor**	+	..	pa	rr	..	+	+
	ACCESSOIRES PRINCIPALES							
	Pellia epiphylla	..	r	..	..	..	+	+
	Sphagnum Gravetii	+	+	cdt	+	..	..	+
	S. cymbifolium	+	cdt	abt	ta	ta	..	+
	Mnium punctatum	+	..	r	..	..	+	+
H	**Polystichum spinulosum**	+	rr	r	..	..	+	+
Grh	*Phragmites communis*	+	..	..	pa	..	..	..
H	*Molinia cærulea*	+	..	..	..	pa	..	..
Grh	*Carex acutiformis*	+	pa	..	abt	..	..	..
H	**Juncus effusus**	+	r	pa	..	rr	+	+
Ph	**Salix cinerea**	+	r	cdt	..	r	..	+
Ph	**Alnus glutinosa**	cdt	pa	r	..	**dt**	..	**dt**
Ph	**Betula pubescens**	..	..	r	r	rr	..	+
H	*Rubus fruticosus agg.*	+	..	pa	..	pa	..	..
Ph	**Rhamnus Frangula**	+	cdt	pa	..	pa	..	+
Chb	*Lysimachia nemorum*	..	..	..	pa	..	+	+

ment représentés. Les Ronces se développent vigoureusement et l'on observe, à cette phase, des halliers tourbeux très denses. A mesure que le taillis se reconstitue, l'association revient à son état typique.

Sous l'influence du drainage provoqué, le taillis tourbeux se modifie rapidement ; l'équilibre écologique une fois rompu, le groupement se dissocie, les éléments caractéristiques se localisent dans les fossés de drainage tandis que des espèces à tendances xérophytiques comme *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium Myrtillus*, *Leucobryum glaucum*, *Hypnum Schreberi*, *Hylocomium splendens* s'installent dans les parties sèches comprises entre ces fossés. La plantation de Pins ou de Châtaigniers accélère le dessèchement et les témoins de l'association disparue se réduisent à quelques touffes de Sphaignes ou à quelques pieds d'Osmonde, qui végètent avec peine dans les parties basses des fossés.

Latéralement, ces taillis à Sphaignes passent à des bois mésophiles, à des Châtaigneraies ou à des bruyères tourbeuses ; enfin, en suivant la pente de ces vallons, on passe du taillis tourbeux à l'Aulnaie typique et la disparition brusque des Sphaignes décèle le changement édaphique.

Le spectre biologique de cette association comporte presque uniquement des Hémicryptophytes et des Phanérophytes ; toutes les herbes sont méso-hygrophiles à assimilation discontinue, sauf *Lysimachia nemorum*, *Blechnum Spicant*, *Carex lævigata* et, quand l'hiver est doux, *Polystichum dilatatum*, qui ont des feuilles vertes hivernales.

Des Aulnaies à Sphaignes identiques à celle décrite ici se retrouvent dans une grande partie du Bassin de Paris, mais deviennent de plus en plus rares pour les causes énoncées plus haut ; des taillis tourbeux bien développés se rencontrent dans les forêts de Montmorency, de Villers-Coterets, de Rambouillet entre autres.

Dans le Pays de Bray, on observe çà et là des bois tourbeux à Sphaignes, aux environs de Beauvais (Savignies) et de Forges-les-Eaux, en particulier. Voici à titre d'exemple, un relevé provenant de cette région :

Pentes tourbeuses boisées, au bois de l'abbaye de Beaubec, près Serqueux (S.-I.).

Pellia epiphylla, *Sphagnum fimbriatum*, *P. recurvum*, *S. cymbifolium*, *S. nebnitens*, *Polytrichum commune*, *Plagiothecium undulatum*, *Osmunda regalis*, *Polystichum spinulosum*, *P. dilatatum*, *Athyrium Filix-femina*, *Carex echinata*, *C. lævigata*, *Blechnum Spicant*, *Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Scutellaria minor*.

De Lamarlière [156] a signalé, dans le Boulonnais, des bois tourbeux analogues sur pentes siliceuses (à la limite des sables néocomiens et des argiles kimeridgiennes).

Dans l'Ouest granitique, ce groupement est très répandu ainsi que dans les Vosges, les Ardennes et le Morvan.

⁂

Sur les souches et les troncs d'arbres pourrissants qui parsèment le sous-bois de l'Aulnaie tourbeuse, prospère une riche florule analogue à celle qui a déjà été signalée dans le taillis tourbeux à *Rhamnus Frangula* et *Polystichum Thelypteris*.

Cette association subordonnée comporte les éléments suivants :

Aneura sinuata	PC	**Blepharostoma trichophyllum*	RR (3)
Lophozia ventricosa (1)	CC	**Campylopus turfaceus*	PC
L. gracilis	R	*Leucobryum glaucum*	C
**Lophocolea heterophylla*	C	*Mnium hornum*	CC
Cephalozia bicuspidata	PC	*Aulacomnium androgynum*	PC
C. connivens	R	*Georgia pellucida*	C
**Odontoschisma denudatum*	RR (2)	*Rhytidiadelphus loreus*	PC
Cincinnulus Trichomanis	CC	**Isopterygium silesiacum*	CC
Lepidozia setacea	R	*Plagiothecium denticulatum*	C
L. reptans	C	**P. undulatum*	RR (4)

dont plusieurs (signalés par un astérisque) sont presque exclusivement liés à ce substratum, les autres pouvant végéter sur les rochers ou les talus siliceux frais (*Lophozia gracilis*, *Lepidozia reptans*, *Georgia*, etc.), ou bien encore parmi les Sphaignes des bruyères spongieuses (*Cephalozia connivens*, *Lepidozia setacea*, *Cincinnulus Trichomanis*). Toutes ces Muscinées rentrent dans la catégorie des oxycoles hygrophiles dans laquelle Langeron classe les espèces qui « fuient les milieux alcalins et réclament une réaction acide plus ou moins accusée » [159, p. 36].

Ce groupement, qui, dans nos limites et dans une grande partie du Bassin de Paris, est subordonné aux taillis tourbeux, parce qu'il y rencontre, avec un substratum favorable, une humidité atmosphérique suffisante, participe, en montagne par exemple, à des complexes d'associations tout différents.

(1) Et var. *byssacea*.

(2) Bois des Garennes, près Lainville.

(3) Bois de Galluis, près Fremainville.

(4) Bois des Garennes, près Lainville.

Voici, à titre d'exemple, un relevé de la population muscinale de quelques souches pourrissantes d'Epicéa, pris dans la forêt de la Frasse (Jura), alt. 1400 m. env. :

Aneura latifrons
Lophozia gracilis
Cephalozia connivens
C. leucantha
C. lunulifolia
Cincinnulus Trichomanis
Lepidozia reptans
Blepharozia ciliaris
Blepharostoma trichophyllum
Scapania umbrosa
Campylopus turfaceus
Buxbaumia indusiata
Georgia pellucida
Drepanocladus uncinatus
Rhytidiadelphus loreus
Isopterygium silesiacum

Ce groupement, que l'on pourrait nommer association des souches pourrissantes à *Isopterygium silesiacum* et *Blepharostoma trichophyllum*, est surtout bien développé dans les forêts de montagne et s'appauvrit notablement en plaine.

13 — ASSOCIATIONS DES LANDES ET BRUYÈRES

Je distinguerai d'abord trois groupements qui sont, en passant successivement des stations mouillées aux stations humides, puis de celles-ci aux stations sèches :

1. La bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* caractérisée par l'abondance des Sphaignes et qui représente, dans ce territoire, avec l'Aulnaie à Sphaignes, les associations de la haute-tourbière ;
2. La lande humide à *Ulex nanus* et *Calluna vulgaris ;*
3. La bruyère sèche à *Erica cinerea.*

Cet ensemble d'associations est essentiellement caractérisé par la dominance des sous-arbrisseaux toujours verts à rameaux dressés ou couchés ; la présence exclusive de certains d'entre eux, comme *Genista anglica, Ulex nanus, Erica Tetralix, E. cinerea*, qui sont liés au climat atlantique, donne à cet ensemble la valeur d'une unité phytogéographique bien délimitée, particulière à l'Europe occidentale.

J'étudierai également ici :

4. L'association à *Cicendia filiformis* et *Stereodon arcuatus* qui se relie très naturellement à la lande à *Ulex nanus*, mais qui n'est pas, comme les associations précédentes, limitée à l'Europe occidentale.

Au point de vue écologique, tous ces groupements sont, par excellence, les indicateurs de sols siliceux, à réaction acide.

(A suivre)

CHRONIQUES ET NOUVELLES

L'Académie des Sciences a décerné les prix suivants, pour 1922 :

Le Prix Desmazières, à M. Chatton pour ses travaux relatifs aux Péridiniens. — Une Mention, sur ce prix, a été accordée à Miss Mellor pour son Mémoire sur les Lichens vitricoles. — Une autre Mention, à M. Emberger à l'occasion de ses publications sur l'histologie et les mitochondries.

Le Prix de Coincy, à M. Marcel Denis pour son Mémoire sur les Euphorbes de Madagascar.

Le Prix de la Fons-Mélicocq, à M. Pierre Allorge pour ses recherches sur la végétation du Vexin français.

Le Prix Montagne, à M. Foex pour l'ensemble de ses travaux sur les Champignons.

⁂

A l'occasion du Centenaire de Pasteur, l'Université de Montréal a rendu un hommage solennel au génie de l'illustre Maître. Des séries de conférences et d'allocutions se rapportant aux principales découvertes de Pasteur, ont eu lieu les 5, 6 et 7 juin 1922.

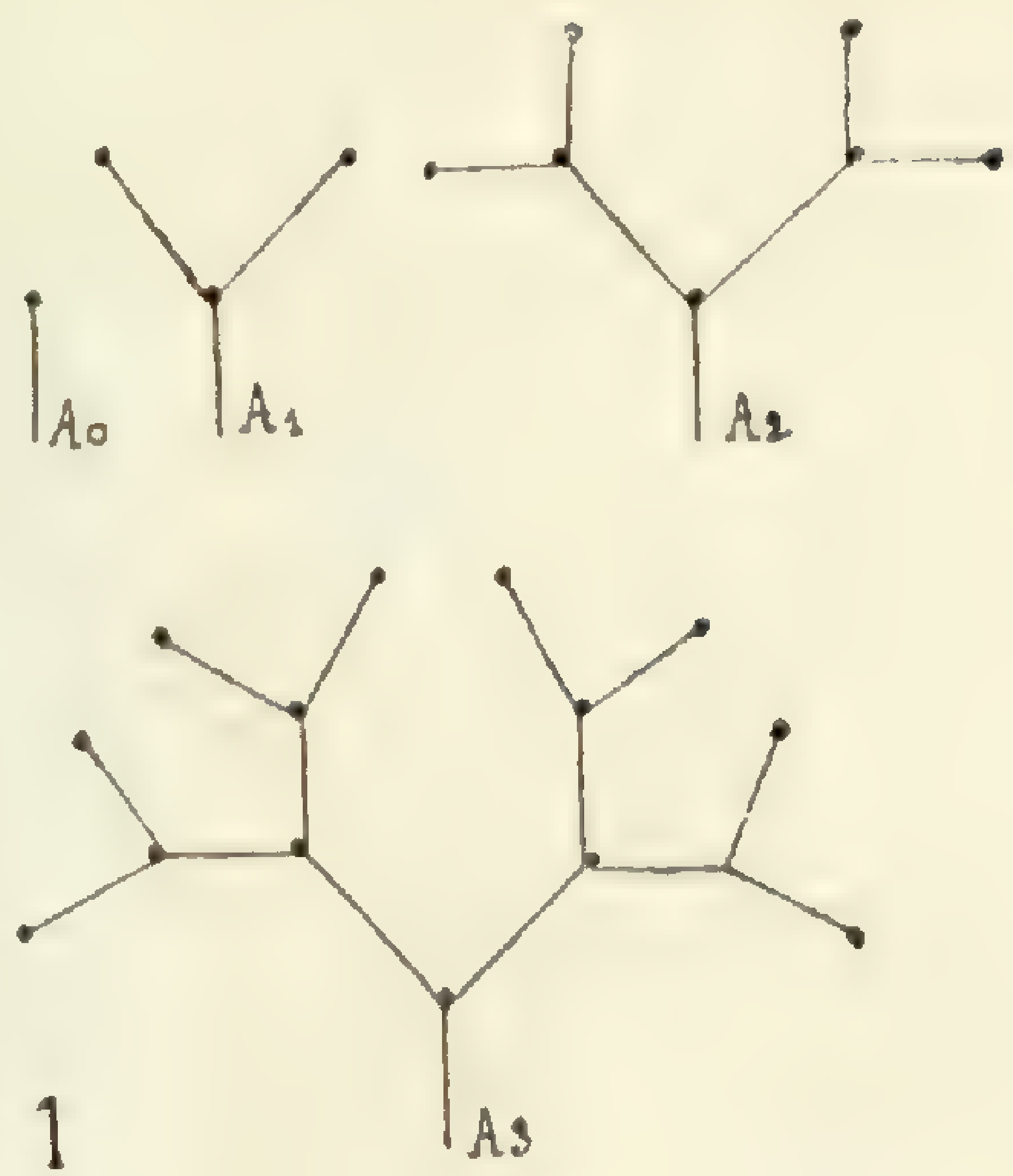
⁂

M. Humbert, Préparateur de Botanique, à Clermont-Ferrand, est nommé Chef des travaux de Botanique, à la Faculté des Sciences de l'Université d'Alger.

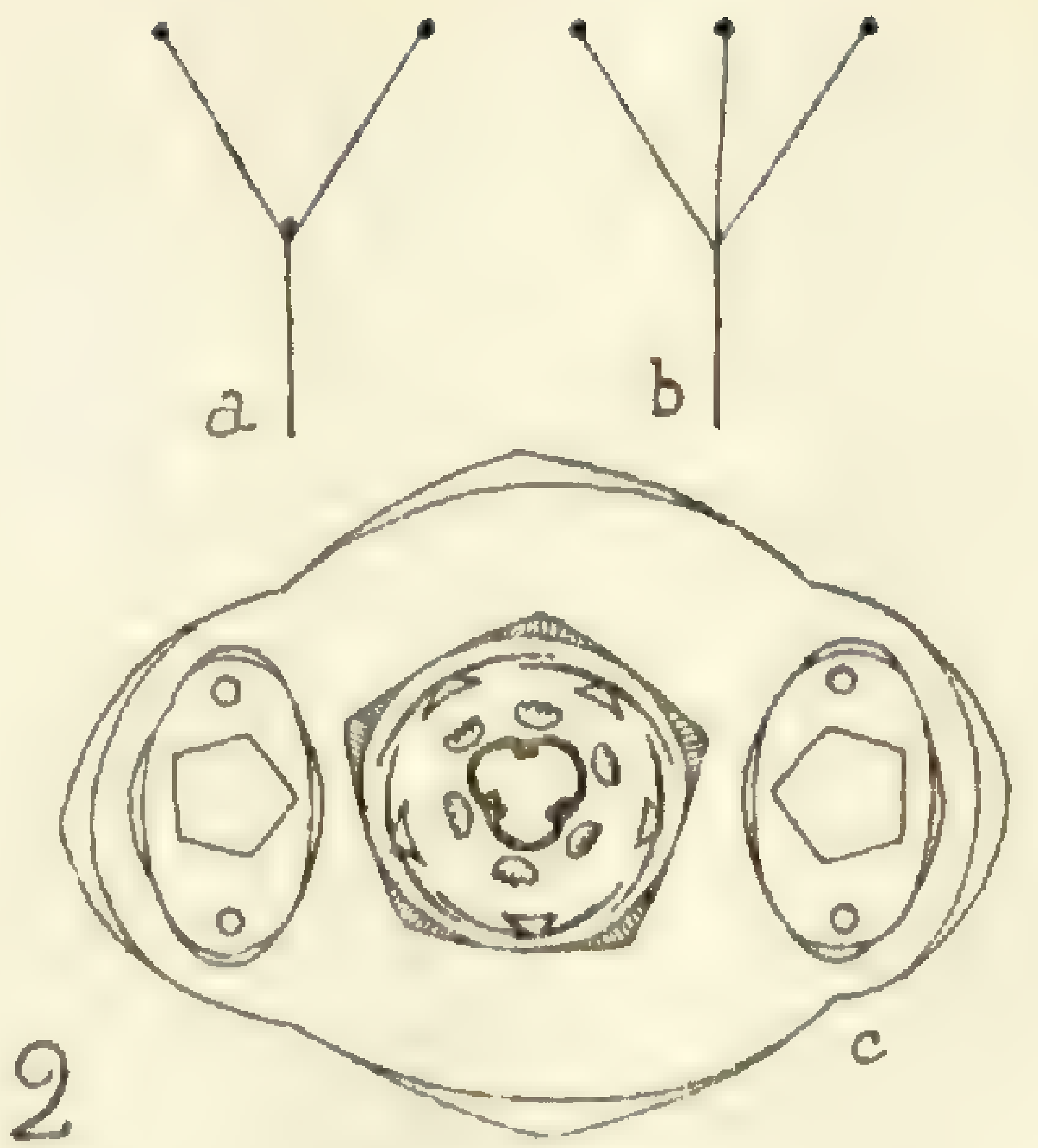
⁂

La place de suppléant d'Histoire naturelle à l'Ecole de Médecine de Clermond-Ferrand est déclarée vacante. Un concours pour ce poste sera ouvert le 18 décembre 1922, à la Faculté de Toulouse.

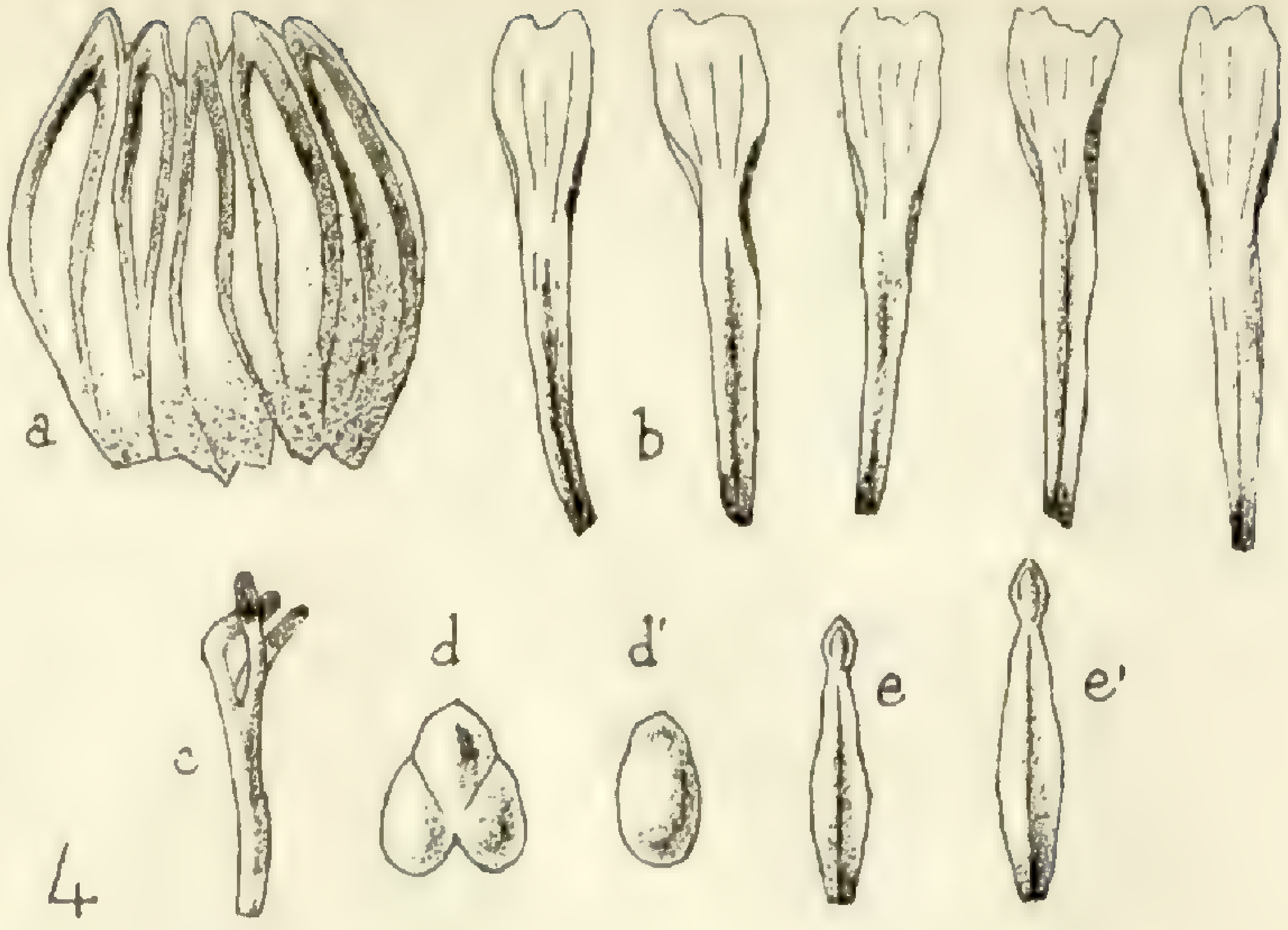
Nemours. — Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon.



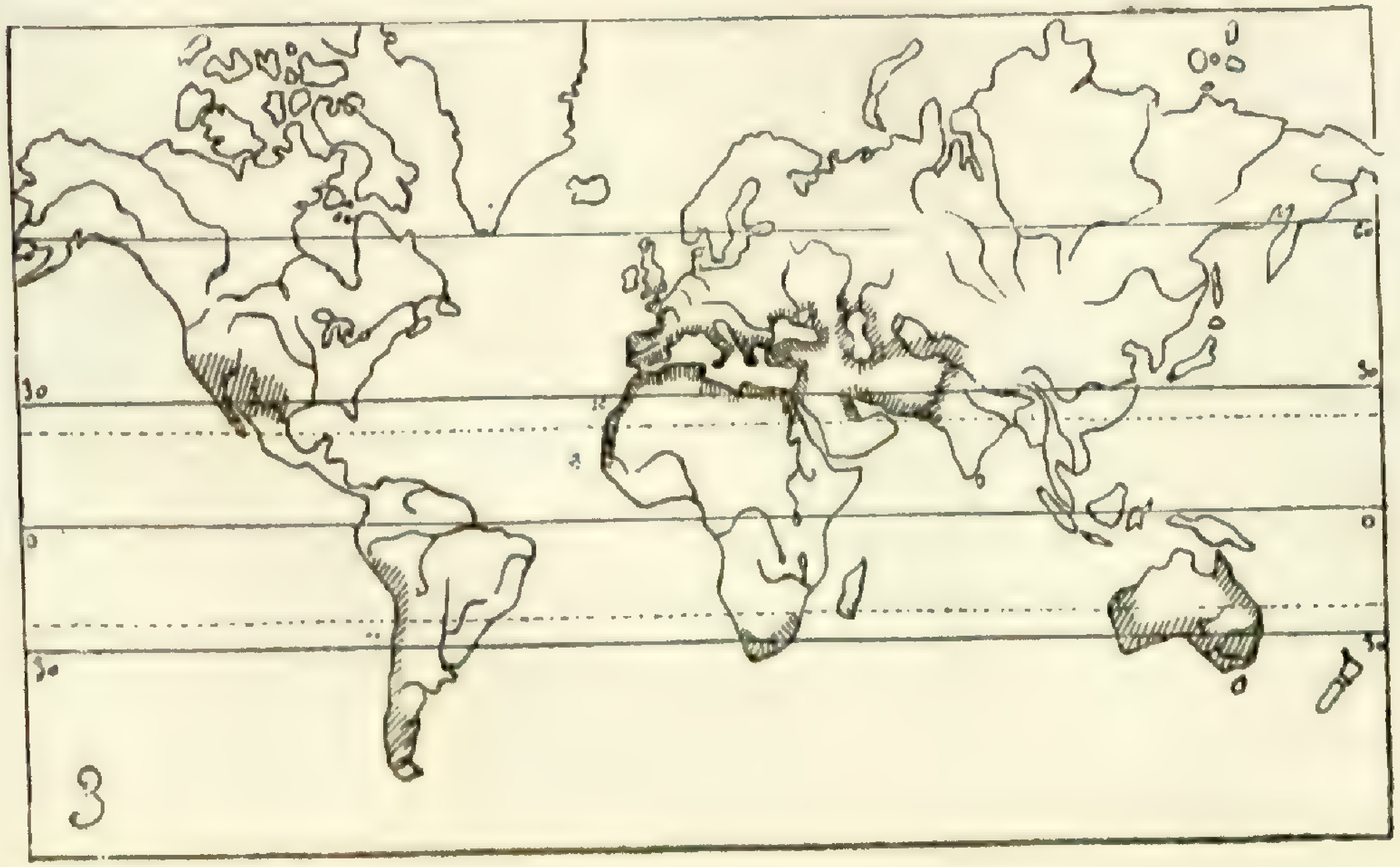
1



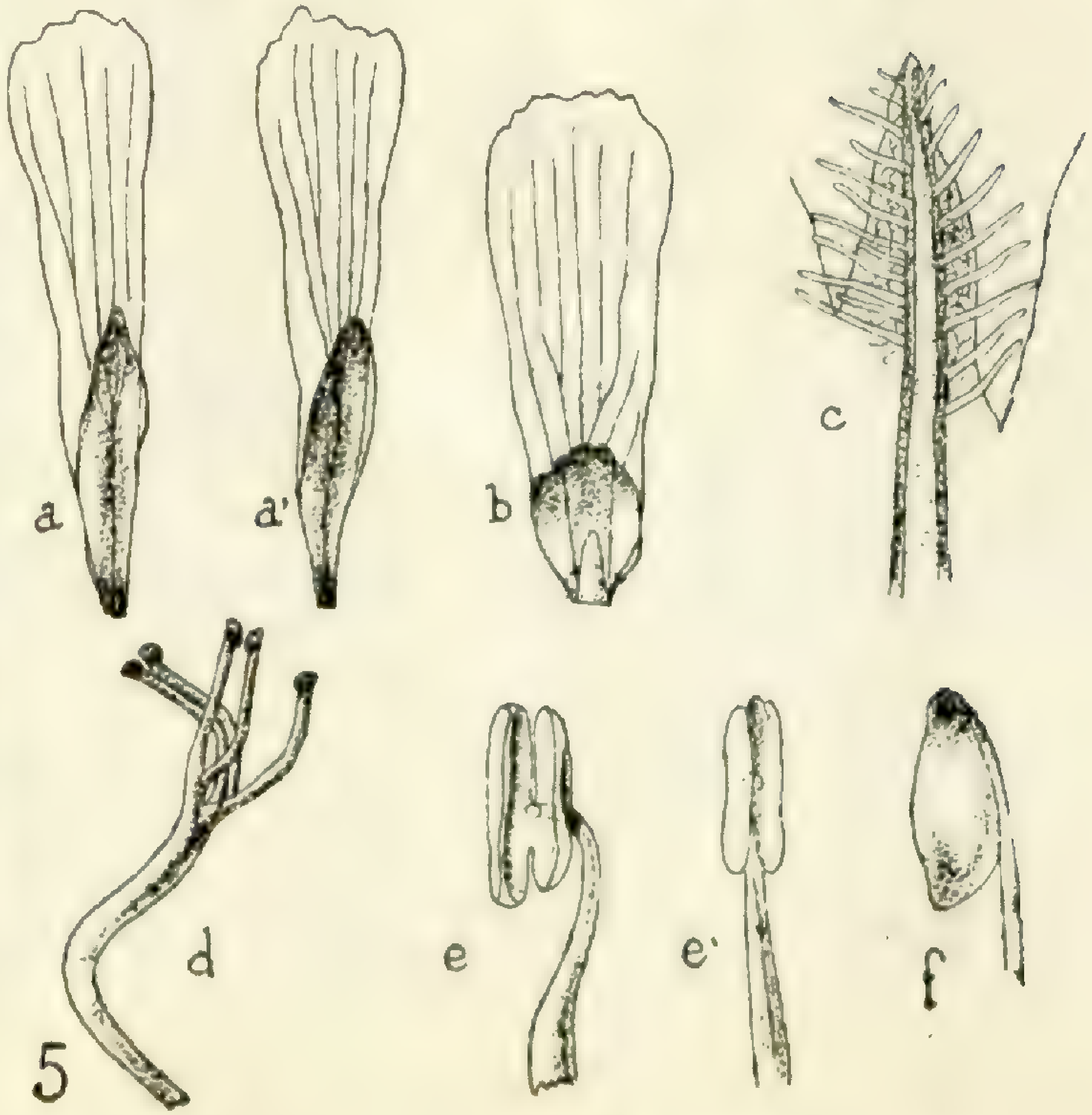
2



4



3

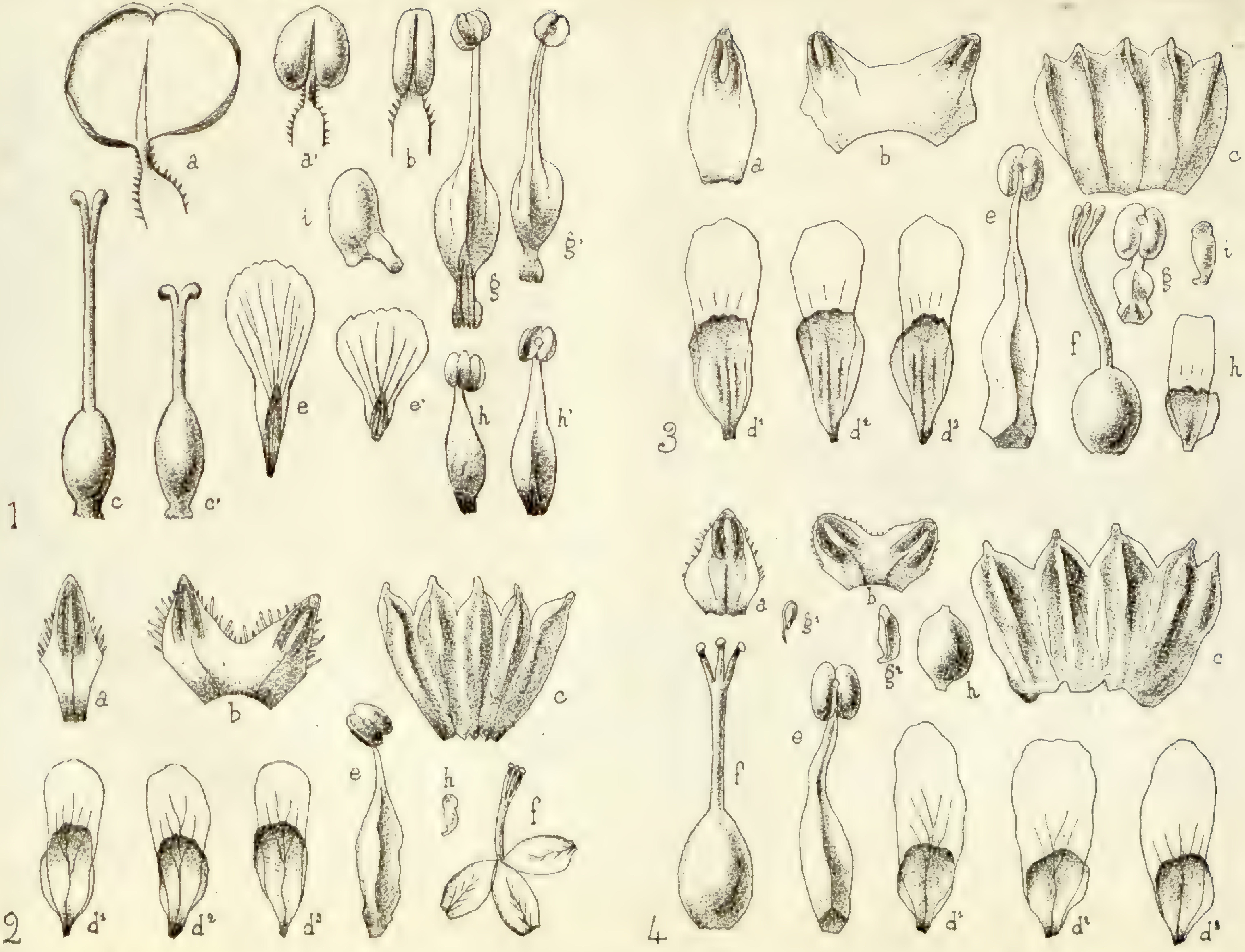


5

E. Surgis, dessin.

Brun et C^ie^, grav.

1, 2 et 3, Frankéniacées. — *4*, Niederleinia. — *5*, Hypericopsis.


1
a
a'
b
i
g
g'
c
c'
e
e'
h
h'
2
a
b
c
d¹
d²
d³
e
h
f
3
a
b
c
d¹
d²
d³
e
f
g
i
h
4
a
b
c
g¹
g²
h
f
e
d¹
d²
d³

E. Surgis, dessin.		Bruy et Cie, grav.

1. Beatsonia — *2, 3 et 4.* Anthobryum

SUR LE MÉCANISME DU REDRESSEMENT GÉOTROPIQUE DE LA TIGE DES ARBRES

par M. Paul JACCARD

(Suite)

Ces différences s'expliquent de la façon suivante :

Dans une tige verticale, à structure concentrique et portant une cime régulière, le travail à la flexion produit par une force fléchissante (P) agissant au centre de gravité de la cime, ne dépend guère (défauts du bois mis à part) que du diamètre (D) des sections. Dans une tige inclinée qui se redresse en se déformant, la relation entre P et D est loin d'être aussi simple, parce que la nature ou la répartition et l'intensité des actions mécaniques capables d'agir sur l'activité du cambium varient constamment au cours de la croissance en même temps que se déplace le centre de gravité de l'ensemble du système ou celui de ses diverses parties.

Par rapport à la force fléchissante agissant en direction verticale au niveau IV, le diamètre N.O.-S.E. devait être proportionnellement plus large que celui de la section V plus rapprochée de la verticale que la précédente (1).

En résumé, *tant les variations des valeurs de β que les écarts d'accroissement des rayons NO-SE s'expliquent en admettant que les*

---

(1) Si nos calculs indiquent pour la section V, en 1900, une valeur de β supérieure à celle concernant la section IV, c'est que nous avons supposé ces deux portions de la tige placées vis-à-vis de la force fléchissante, dans des conditions semblables à celles où elles se trouvaient avant l'inclinaison de l'arbre, ce qui en réalité n'était plus le cas en 1900. Si la tige était restée verticale, l'épaississement relatif de ses diverses sections, ainsi que les valeurs correspondantes de β auraient été différents.

différences observées dans la croissance en épaisseur de notre épicéa ont été essentiellement déterminées en direction et en intensité, par les actions mécaniques résultant de l'inclinaison accidentelle de sa tige et de son redressement géotropique.

Il me paraît superflu de faire intervenir dans ce cas, ainsi que le fait A. Engler (loc. cit. p. 8, 6e alinéa) une excitation géotropique de la croissance se surajoutant aux actions mécaniques mesurables que nous avons envisagées.

Courbure phototropique et redressement géotropique de la tige chez des feuillus (1).

Envisageons maintenant quelques feuillus chez lesquels la sensibilité phototropique est beaucoup plus marquée que chez les résineux et occasionne des courbures suivies fréquemment de redressement géotropique de la tige.

Comme premier exemple, nous choisirons un hêtre de 90 ans de la forêt du Sihlwald, étudié par A. Engler (loc. cit. page 28). Cet arbre dont la cime était complètement dégagée et s'élevait à 24,5 m. au-dessus du sol en 1889, se trouvait, au moment où il fut abattu, sur une pente de 40° d'inclinaison exposée au N. E. Fortement courbé par phototropisme au début de sa croissance, il s'est insensiblement redressé tout en faisant encore un angle de 10° avec la verticale dans sa partie supérieure et de 20° vers la base de sa tige. Le diamètre du tronc était de 24 cm. à 1,3 m. de hauteur et la cime était branchée jusqu'à 11 m. au-dessus du sol.

Les chiffres du tableau 9 de A. Engler (loc. cit. p. 30) concernent les diamètres mesurés à 1m., 4m., 8m. et 11,5 m. du sol permettent de suivre l'accroissement en épaisseur de 10 en 10 ans. Ceux que nous reproduisons ci-dessous indiquent la différence des deux diamètres : le vertical (v) mesuré dans le sens de la pente du terrain, soit parallèlement à la force fléchissante, et l'horizontal (h) perpendiculaire au précédent.

---

(1) Par cette abréviation nous entendons les arbres appartenant aux dicotylédones par opposition aux « résineux » gymnospermes.

Ecart des diamètres vertical v et horizontal h.

En 1881 à	1 m. du sol.	à 4 m.	à 8 m.	à 11 m. 5
	$v > h$ de 0cm.3	$v < h$ de 0cm.4	$v > h$ de 0cm.6	$v < h$ de 0cm.2
En 1899	$v > h$ de 1cm.8	$v < h$ de 0cm.6	$v > h$ de 0cm.7	$v >$ de 0 cm.7
En 1871	$v > h$	$v > h$	$v > h$	$v = h$
En 1861	$v = h$	$v < h$	$v > h$	$v = h$

Comme on le voit, le diamètre vertical dépasse l'horizontal à 1m. et à 8 m. en 1881, à 1 m. 4 et 11 m. 5 en 1889, tandis qu'on observe l'inverse aux autres niveaux, c'est-à-dire à 4m. en 1881 et 1889 et à 11 m. 5 en 1889. L'écart entre v et h change de sens entre 1881 et 1889, à 11m. 5. Un changement analogue du sens de l'excentricité s'observe également en 1871 à 4 m. du sol ainsi qu'un retour à la concentricité en 1871 à 11 m. 5 et en 1861 à 1m. et à 11 m.5.

Les variations du rayon vertical inférieur par rapport au supérieur ne sont pas moins intéressantes à relever. Le côté supérieur dépasse l'inférieur :

En 1881 à		1 m.	4 m.	8 m.	11 m. 5
	ces écarts sont de	3 cm. 1	1 cm. 4	0 cm. 7	1 cm. 7
En 1889	de	5 cm. 8	1 cm. 6	0 cm. 8	2 cm. 6

Les écarts entre les rayons horizontaux (côté N. O et côté S. E.) sont tout aussi considérables et inégaux, et sont toujours en faveur du côté N. O. aussi bien en 1881 qu'en 1889.

L'examen des demi-diamètres en direction verticale montre que le côté inférieur de la tige s'est accru tout d'abord davantage vers la base pendant les premières années, ce que Engler attribue à la compression longitudinale résultant de la forte courbure du sommet contre la vallée, (Druckreiz), tandis que dès le début du redressement géotropique, c'est le côté supérieur, (côté montagne) qui s'est épaissi le plus et cela de la base au sommet de la tige, ce que ce même auteur attribue à l'excitation géotropique (Schwerereiz).

Si le tronc se relève géotropiquement par suite d'une excitation de croissance transmise du sommet à l'assise génératrice, elle devrait, semble-t-il, s'exercer d'une façon régulière, soit d'un côté, soit de l'autre, dans la mesure nécessaire pour assurer le redressement le plus rapide. Or dans cette hypothèse, on ne comprend pas comment et pourquoi, tantôt c'est le diamètre vertical tantôt l'horizontal qui l'emporte et cela d'une manière différente à un même niveau du tronc suivant son âge. Nous verrons, qu'à notre avis, ces différences s'expliquent d'une autre manière.

⁂

Comme second exemple nous prendrons un hêtre de la forêt d'Eschenberg (Buche n° 2 in A. Engler loc. cit. p. 42.), dont la forme générale est indiquée par notre figure 3, reproduite d'après la figure 15 de l'ouvrage sus-mentionné. Cet arbre, haut de 34 m. était âgé de 100 ans environ en 1899 lorsqu'il fut abattu ; penché vers le S. E. il présentait à 6 m. et à 14 m. au-dessus du sol deux points de redressement très accusés. D'après Engler, le brusque changement de direction de la tige à 14 m. s'est produit en 1841 ; l'arbre avait alors 16 m. de hauteur et 3 cm. 7 de diamètre au niveau considéré ; le redressement qu'on observe à 6m. s'est produit en 1844, en un point où le diamètre de la tige était de 12 cm. 9. L'un et l'autre ont été occasionnés par des changement dans les conditions d'éclairage dus à l'enlèvement d'arbres voisins. Nous indiquons, dans le tableau suivant, les variations des rayons N. O. et S. E. aux divers niveaux de la tige, de 10 en 10 ans entre 1810 et 1899. n = rayon du côté N. O. tendu ; s = rayon du côté S. E. comprimé par le poids de l'arbre penché de ce côté-là.

Ecarts des rayons n. et s. de 1810 à 1899

NUMÉRO DES SECTIONS	HAUTEUR AU-DESSUS DU SOL	ANNÉES									
		1810	1820	1830	1840	1850	1860	1870	1880	1890	1899
I	0m1	$n < s$	$n < s$	$n > s$	$n > s$	$n > s$	$n > s$	$n = s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$
II	1m3	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$
III	6m		$n > s$	$n < s$	$n < s$	$n > s$	$n > s$	$n > s$	$n > s$	$n > s$	$n > s$
IV	10m		$n > s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$
V	14m				$n = s$	$n > s$	$n > s$	$n > s$!	$n > s$!	$n > s$!	$n > s$!
VI	17m5					$n > s$	$n > s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$	$n < s$

Un coup d'œil jeté sur ce tableau montre que de 1830 à 1860, à 0,1 m. au-dessus du sol, le rayon n du côté NO (tendu en 1899) dépasse s., tandis qu'avant et après cette période, c'est l'inverse qui s'est produit, sauf en 1870 ou n = s. A 1,3 m. s l'emporte sur n à tous les âges ; à 6 m, à partir du redressement de 1844, c'est n qui dépasse s ; de 1880 à 1899, l'écart est très sensible (2 à 3 cm) ; avant le redressement, par contre de 1830 à 1840, s dépassait n ; inversement en 1820 s était moindre que n.

A 10 m. au-dessus du sol, le côté s l'emporte constamment sur le côté n, à partir de 1830, tandis que l'inverse avait lieu auparavant. A partir du redressement de 1841, une excentricité très accusée se manifeste, à 14 m. du sol, en faveur du côté n ; enfin, à 17.5 m. le côté n, après s'être épaissi avant 1870 plus que s, ralentit sa croissance à partir de ce moment-là au profit du côté opposé s.

Durant les 30 dernières années, soit de 1870 à 1899, le côté s comprimé par suite de l'inclinaison de l'arbre dépasse régulièrement le côté opposé, sauf aux deux niveaux (6 m. et 14 m), correspondant aux brusques changement de direction de la tige, où l'inverse se produit, n dépassant nettement s. A. Engler (loc. cit. p. 42) attribue à l'excitation géotropique la majoration d'accroissement qu'on observe du côté n aux deux points de redressement de la tige ; par contre, la plus grande épaisseur du côté s, dans les portions droites, serait due, d'après lui, à la compression longitudinale.

Conformément aux résultats de mes expériences, j'envisage pour ma part, la majoration d'épaisseur du côté n, à 6 m et à 14 m.comme un phénomène compensateur dû au déficit de croissance provoqué sur le côté s par une compression longitudinale excessive. On peut admettre en effet, qu'aux deux niveauxen question où la tige dessine une ligne brisée, la compression longitudinale atteint l'intensité à partir de laquelle, au lieu d'accélérer la croissance en épaisseur, elle l'entrave (1).

A titre de renseignement, calculons encore le travail à la flexion résultant de l'inclinaison de la tige du hêtre d'Eschenberg (fig. 3), en considérant les sections I à VI comme circulaires et en ne tenant compte que du diamètre vertical (NO-SE). Le centre de gravité (S) de la cime branchée étant à 14 m du sol en 1880 et à 17.5 en 1889, si nous supposons une force fléchissante de 400 kg en 1880 et de 600 kg en 1889 (2), agissant en S, on obtient pour ζ (travail à la flexion) les valeurs suivantes :

---

(1) Remarquons qu'à cet égard les feuilles sont plus sensibles que les résineux.

(2) La différence entre ces deux chiffres se justifie par l'augmentation de la surface d'application du vent correspondant à l'agrandissement de la cime branchée de 1880 à 1889.

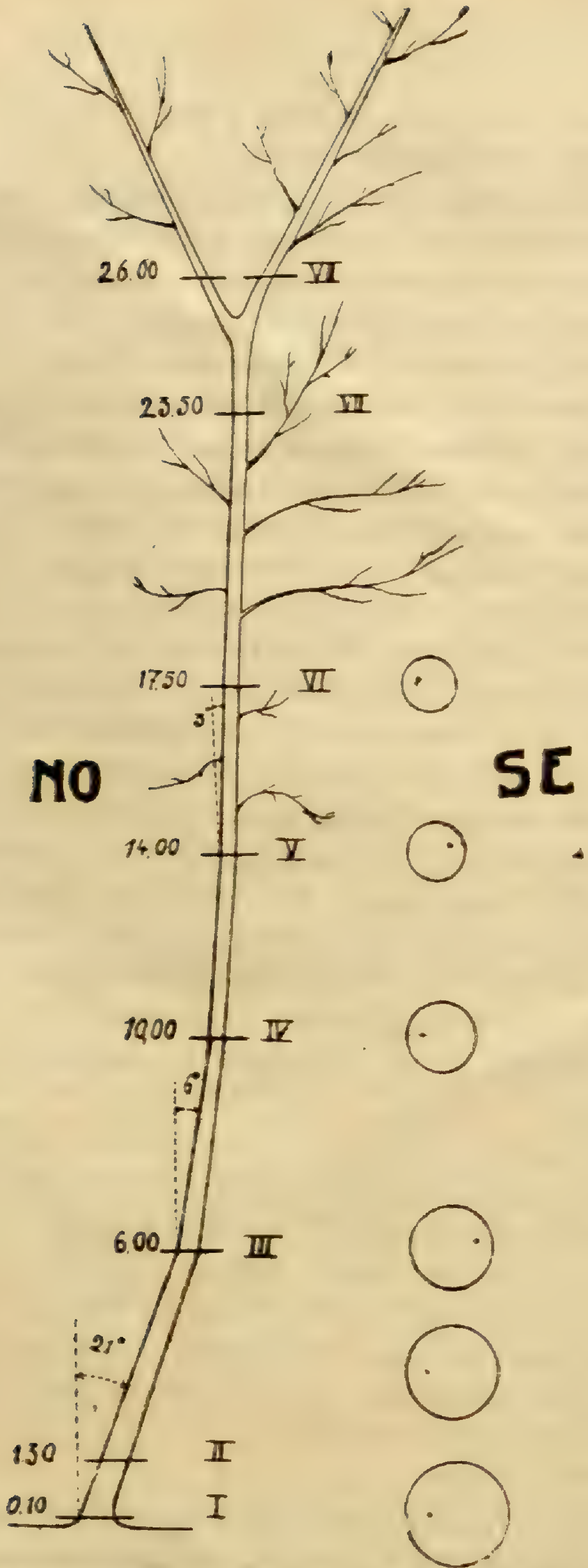

26.00
VIII
23.50
VII
17.50
VI
3°
NO
SE
14.00
V
10.00
IV
6°
6.00
III
21°
1.30
II
0.10
I

Fig. 3. — ***Fagus silvatica***. Tige inclinée vers le SE et qui s'est redressée géotropiquement à 6 m. et à 14 m. au-dessus du sol. Les cercles à droite de la figure indiquent le sens de l'excentricité des diverses sections de la tige.

(D'après A. Engler.

	A 0,1 m. du sol	1.3 m	6 m	10 m	14 m
En 1880 β (1)	195 kg par cm²	**246**	208	155	.
En 1899 β (1)	214 »	247	**252**	237	148

Ces chiffres montrent que la tige se rapprochait davantage, entre 1 et 10 m, d'un fût d'égale résistance en 1889 qu'en 1880. Le niveau de moindre résistance qui était à 1,3 du sol en 1880, se trouve à 6 m en 1889. Au cours de son redressement la résistance de la tige à la flexion s'est donc modifiée et ses variations en 1889 ne sont pas parallèles à celles de 1880, ce qui se comprend fort bien puisque tout changement de direction de la tige par rapport à la verticale déplace le centre de gravité de l'arbre et modifie par conséquent l'intensité et la localisation des tensions-compressions longitudinales.

⁂

Parmi les cas étudiés par A. Engler, relevons encore ceux d'un bouleau, d'un frêne et d'un peuplier fortement courbés vers le sol, les deux premiers, par le poids de la neige, le dernier par suite de l'allongement trop rapide de sa tige dominée par des arbres voisins qui lui ravissaient la lumière. Dans les trois cas, une branche située vers la moitié ou les deux tiers de la longueur de la tige s'est relevée en sommet secondaire ce qui amena le dépérissement du sommet principal (2) et accentua la courbure de la plante vers le sol.

Tandis que chez *Populus* (fig. 4) la tige courbée est, à tous ses niveaux, fortement épixyle (côté large en haut), chez *Fraxinus*, elle est *amphixyle* (diamètre horizontal dépassant le vertical) dans les portions les plus courbées, enfin chez *Betula*, l'épaississement le plus fort se trouve du côté supérieur mais tantôt à droite, tantôt à gauche de la verticale. Engler attribue la majoration de croissance qui, dans les 3 cas, se manifeste sur le côté supérieur, *à l'excitation géotropique perçue par le sommet secondaire*. A mon avis, le sommet secondaire intervient surtout par son activité nutritive favorisant la croissance puis, par son poids qui augmente la compression longitudinale sur le côté inférieur de la tige courbée. Un peuplier courbé d'une manière analogue à celui décrit par Engler, et dont j'ai étudié la structure anatomique (1) n'avait développé aucun sommet secondaire ; son sommet principal quoique rapproché du sol était en pleine

---

(1) Chiffres non comparables comme valeurs absolues mais bien comme valeurs relatives.

(2) A rapprocher du cas du pin arolle (*Pinus Cembra*) de Rifelalp. Ici, c'est la branche jouissant de l'éclairage le plus favorable qui se développe en sommet secondaire. (Parallélisme du géotropisme et du phototropisme.

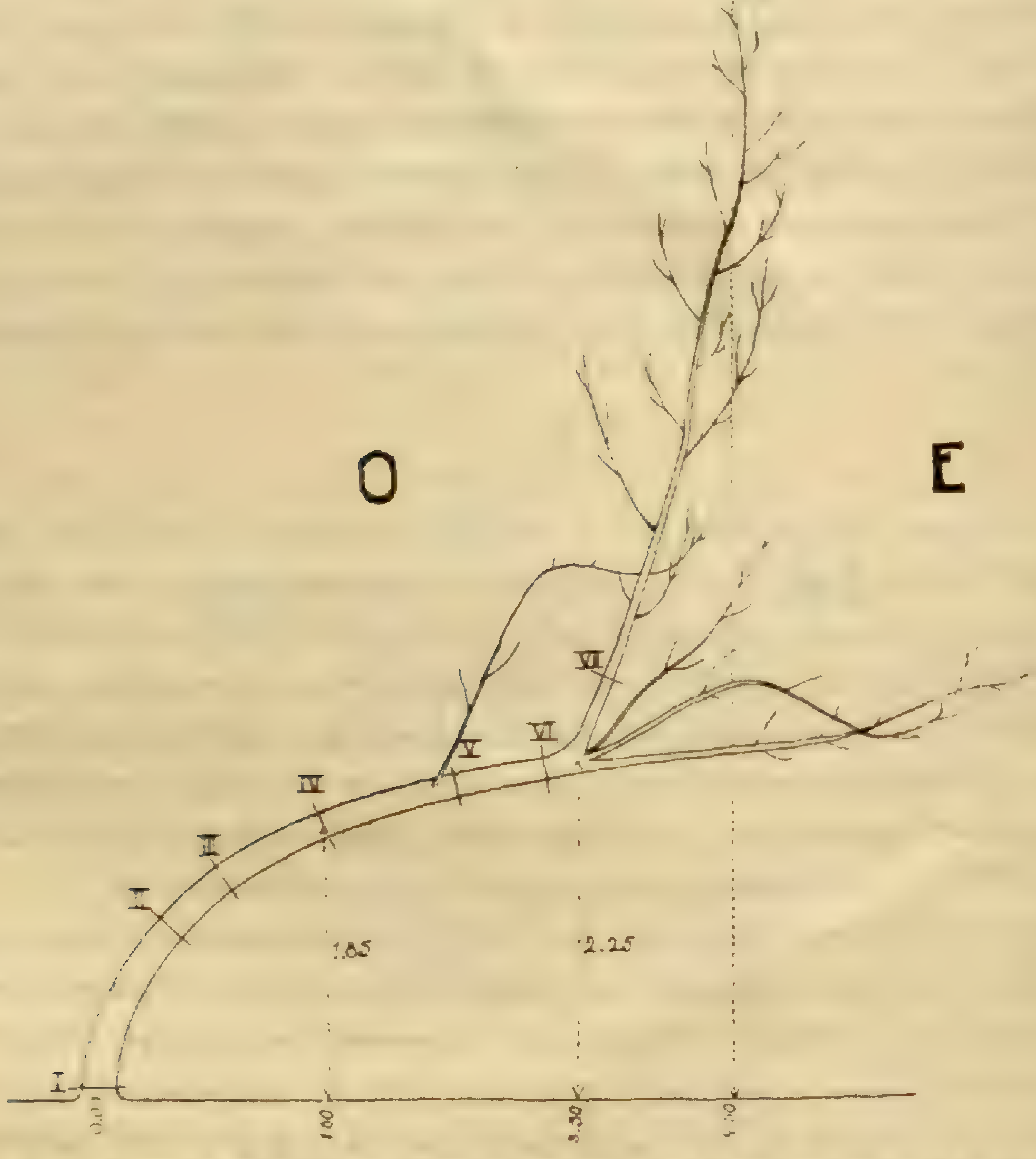


Fig. 4. — *Populus monilifera*. Tige retombant vers le sol par suite d'un éclairage faible et dont une branche s'est relevée en sommet secondaire, amenant le dessechement du sommet principal, et accentuant la courbure de la tige. (D'après A. Engler.)

lumière. Néanmoins toutes les sections de sa tige étaient, soit épixyles, soit amphixyles dans les portions les plus fortement courbées, et présentaient la différenciation anatomique la plus accusée. (Voir bois de tension et bois de compression, loc. cit. pl. 20 et 21).

---

(1) *P. Jaccard.* Bois de tension et bois de compression dans les branches dorsiventrales des feuillus. *Revue générale de Botanique*, t. XXIX (1917), pl. 20 et 21.

L'amphixylie qui se manifeste, chez le frêne surtout, aux points de plus forte courbure et, d'une façon générale, là où les tensions-compressions atteignent leur plus forte intensité, est à mon avis essentiellement un phénomène compensateur résultant de l'entrave apportée à l'activité du cambium tant sur le côté tendu que sur le côté comprimé par une tension-compression excessive.

Il est extrêmement facile de reproduire expérimentalement cette déformation et l'observation courante montre qu'elle se manifeste beaucoup fréquemment et d'une manière plus accentuée chez des espèces à bois flexibles, tels que le frêne et le tilleul, que chez le hêtre et le chêne par exemple.

Pour les finalistes, l'élargissement du diamètre horizontal au détriment du diamètre transversal, particularité que l'on observe fréquemment à la base des tiges à forte courbure géotropique, constitue une sorte de charnière augmentant leur élasticité vis-à-vis de la flexion qui agit dans le sens du diamètre vertical. Au point de vue utilitaire, on ne voit pas, il est vrai, pourquoi la résistance à la flexion se trouve accrue tantôt par la majoration du diamètre vertical, tantôt par sa réduction au profit du diamètre horizontal !

D'après A. Engler, cette amphixilie (ou amphitrophie) résulte de l'action simultanée sur le côté inférieur d'un « *Druckreiz* » égal en intensité au « *Schwerereiz* » agissant sur le côté supérieur (loc. cit. p. 76).

On peut se demander comment ces deux actions favorisantes arrivent, non seulement à se neutraliser, mais encore à ralentir la formation du bois sur les deux côtés opposés situés dans le plan vertical.

Les déformations des sections transversales, plus fréquentes encore chez les branches que chez les tiges courbées, ne consistent pas seulement en ellipses aplaties soit dans le sens vertical, soit en direction horizontale ; souvent ces sections sont ovoïdes, obovées ou plus ou moins triangulaires. Ces déformations sont en rapport avec des torsions autour de l'axe, torsions résultant du déplacement du centre de gravité de la partie branchée mobile, en rapport avec des courbures photo et géotropiques, et déterminant des tensions-compressions dont l'intensité maximum ne concorde pas toujours avec la direction de la pesanteur. Ainsi s'expliquent les déviations plus ou moins fortes du grand diamètre des sections de part et d'autre de la verticale.

(A suivre)

GEOTROPISME ET SENSIBILITÉ

par M. H. RICÔME

(Suite)

1. — Le problème du géotropisme

Comment se pose le problème du géotropisme? Ce problème est, à l'heure actuelle, présenté sous une forme telle qu'il est urgent de se débarrasser de l'idée préconçue qui domine toutes les descriptions, et des conséquences que l'on a cru devoir en tirer.

Le rôle du protoplasme. — Les faits nouveaux établissent qu'il n'existe ni localisation d'une sensibilité géotropique, ni transmission d'une sensation géoesthésique. L'échaffaudage d'irritabilité que l'on a édifié devient sans objet parce qu'il n'y a plus rien à construire. Le cerveau des plantes disparaît n'ayant plus rien à combiner, les organes des sens géopercepteurs aussi n'ayant plus rien à percevoir. Le sommet de la racine cesse d'être doué d'une faculté cérébrale ou même simplement sensitive.

Ceci laisse complètement en dehors le point de savoir si le protoplasme possède ou non une propriété spéciale. Il est en effet possible de renoncer aux fonctions cérébrales, au sens de l'orientation et aux autres exagérations pour ne conserver qu'une irritabilité plus proche de la réalité et plus difficile à réfuter. Mais cette notion nouvelle n'aurait plus de rapport avec l'actuelle conception de l'irritabilité qui suppose un dispositif de sensibilité propre à la perception de la pesanteur par le protoplasme et une localisation de ce dispositif dans certaines cellules chargées de transformer l'impression en une sensation transmissible à des régions plus ou moins lointaines. Il n'existe rien de tel. Le dispositif est l'organisation de la cellule en appareil de turgescence et ce dispositif est commun à toutes les cellules végétales. La localisation est une localisation, non de l'action de la pesanteur, mais de la réaction de l'organisme, réaction indirecte, fatalement réservée aux régions déformables là où elles sont déformées à la suite de l'action de la pesanteur.

La croissance en ligne droite est aussi strictement soumise aux lois physiques de la pesanteur que l'incurvation ou la torsion. Le problème consiste à faire application de ces lois à l'organisme végétal.

Les aspects du problème. — En face de la conception du géotropisme comme réaction d'un protoplasme irritable ne s'est dressé que l'essai ancien de Letellier (1) qui veut expliquer l'orientation de la racine par le poids de la coiffe terminale. Cette abstention à peu près complète tient à la variété des phénomènes et à leur apparence inconciliable avec les données des sciences physiques.

Le problème se présente sous trois aspects. Le géotropisme est un phénomène d'orientation, un phénomène mécanique, un phénomène de croissance.

1° Le géotropisme est un phénomène d'orientation. La position de l'organe sur la plante, son mode d'insertion lui donnent une direction initiale que les facteurs externes modifient souvent par la suite. L'orientation dans l'espace dépend de la pesanteur. Chaque organe a une orientation déterminée, parfois variable avec l'état de son développement, mais à laquelle il revient si on l'en écarte.

La tige principale se dirige verticalement vers le haut. Les rameaux de premier ordre s'orientent obliquement ; leur sensibilité est réduite. Les rameaux d'ordre élevé sont insensibles et prennent une orientation quelconque. Cette orientation n'est pas immuable : la suppression de l'axe détermine le redressement de un ou plusieurs rameaux voisins. Les réactions des racines sont de même ordre, mais toujours inverses.

Comment un tel ensemble de phénomènes discordants peuvent-ils être le fait d'un unique facteur aussi constant que l'est la pesanteur ?

2° Le géotropisme est un phénomène mécanique. On dit parfois :

---

(1) Letellier. **Essai de statique végétale**, Caen, 1893.

le géotropisme est une force. Il a une direction : une tige de Fève s'incurve jusqu'à devenir verticale. Il a un effet dynamique : le chaume du Blé versé redresse son épi. La puissance de cette force est constituée par la pression osmotique. Cette façon d'envisager les faits répond mal à la réalité. La force d'incurvation n'est pas l'effet de la seule pesanteur. La pesanteur, quand l'orientation change, modifie les conditions mécaniques internes, ce qui produit une déformation des cellules et un déplacement d'eau. Il en résulte une modification de la turgescence relative des cellules, turgescence due surtout à l'osmose. L'orientation dépend à la fois de l'osmose, de l'imbibition et de la pesanteur. Encore pesanteur, imbibition et osmose ne peuvent-elles rien sans eau ; leur action est subordonnée à la quantité d'eau.

Le géotropisme est, non la résultante directe des réactions à la pesanteur des constituants de l'organisme, mais la résultante des modifications survenues dans les forces internes. Leur équilibre est troublé parce que les constituants réagissent à la pesanteur chacun pour son compte à la façon des corps inertes et agissent par contre-coup les uns sur les autres grâce à l'ensemble de leurs propriétés et grâce à leur solidarité jusqu'au moment où l'équilibre statique est rétabli. Il s'agit, non de l'équilibre d'un plasma sensible, mais de l'équilibre des forces élémentaires internes.

Le poids des constituants fait partie des composantes du système des forces internes en jeu. Mais la région considérée sert d'attache à la partie de la plante qu'elle relie au corps. Ce poids-mort à soutenir entre en ligne de compte et transforme parfois la réaction.

La pesanteur a trois sortes d'effets mécaniques : l'effet-poids qui sollicite les organes et leurs constituants vers le centre de la terre, l'effet-réplétion qui tend à rendre à l'organe sa forme primitive et l'effet-tropisme qui tend à l'orienter dans l'espace. Il faut expliquer cette succession d'effets si complètement différents.

3° Le géotropisme est un phénomène de croissance. Toutes les cellules végétales ressentent les effets de la pesanteur. L'action change avec les conditions externes et internes de la cellule, mais le mode d'action est toujours le même.

A l'état adulte les cellules qui ont conservé des possibilités de changement dans leur forme, leurs dimensions ou leur structure sont influencées (1). Mais les modifications des cellules jeunes ont plus d'importance parce qu'il en résulte incurvation, torsion, croissance dans une certaine direction. C'est l'ensemble des faits d'orientation dépendant de la pesanteur qu'on nomme géotropisme. La pesanteur agit donc sur la croissance et la croissance repose sur la turgescence.

Ainsi, qu'on le considère comme phénomène mécanique ou comme phénomène de croissance, le problème est avant tout une question de turgescence.

L'action et la réaction. — Dans tout phénomène mécanique ou physique, il y a action et réaction. Une barre de fer exposée à la chaleur s'échauffe, c'est l'action de la chaleur. Elle se dilate, c'est la réaction du métal. Il y a un phénomène centripète et un phénomène centrifuge. Dans le réflexe, les deux phénomènes sont plus complexes : perception par les organes sensitifs, transmission nerveuse à un ou plusieurs centres nerveux, perception interne par ces centres, élaboration d'une réponse, coordination de mouvements, transmission aux organes moteurs et mouvement. Les philosophes nomment sensibilité le phénomène centripète, activité le phénomène centrifuge. Pour le géotropisme, il y a lieu de distinguer aussi l'action de la pesanteur et la réaction de la plante.

La barre de fer s'échauffe et se dilate loin du point directement exposé à la chaleur. Il y a donc transmission. Cette transmission est-elle comparable à l'aller et retour du réflexe? Pour le réflexe, c'est là une complication des phénomènes de sensibilité et de réponse, une pénétration plus profonde dans l'intimité de l'être. Pour le métal, c'est un phénomène surajouté au premier : si la température est suffisamment élevée, le métal fond ; il se dilate seulement dans les régions voisines. C'est un phénomène secondaire lié à la continuité du métal et que l'on peut supprimer en coupant la barre sans rien changer au fait principal. Dans le réflexe on ne peut rompre la continuité sans changer complètement le phénomène. L'expression « réflexe non nerveux » appliquée aux tropismes ne crée-t-elle pas une confusion entre le fait primordial et un fait accessoire ou secondaire ? On peut discuter longuement sans arriver à s'entendre. Cependant voici un exemple assez net.

---

(1) Baranetzky : Flora, 1901. — Jaccard : Nouvelles rech. sur l'accroissement des arbres, Lausanne, 1919.

Quand on supprime l'axe, un rameau se redresse, parfois plusieurs ; on dit avec raison que leur géotropisme a changé. Il y a là deux faits distincts. Premier fait, le traumatisme diminue la consommation d'eau. Deuxième fait : il en résulte un changement dans le régime d'hydratation des organes voisins, d'où changement de géotropisme. Si les tropismes résultent de l'irritabilité, celui-ci provient d'une blessure. Or, on l'appelle géotropisme, c'est donc qu'on le considère comme phénomène distinct du traumatisme. On fait ici sans le vouloir une distinction entre la transmission fondamentale et la transmission accidentelle de voisinage, puisque ce résultat d'un traumatisme est appelé géotropisme. Dans les tropismes, les cas de transmission ne sont-ils pas de même des faits de propagation de proche en proche mettant simplement en jeu la turgescence ?

Quoiqu'il en soit de la transmission, on s'accorde à admettre que la réaction géotropique de l'organisme est une question de turgescence. Il est inutile de développer ce point. Mais il faut noter que la moindre inégalité dans la turgescence doit déterminer une incurvation. Or les rameaux obliques s'accroissent en ligne droite sous la direction de la pesanteur et cependant leur extrémité est fréquemment incurvée soit vers le haut, soit vers le bas. Il faudra rechercher par suite de quel concours de circonstances il en est ainsi.

Où l'obscurité règne, c'est pour l'action de la pesanteur. Cependant il est un certain nombre de points qui semblent ne pas devoir soulever d'objection. Ce sont les suivants :

Les constituants de l'organisme sont des corps pesants. La direction de la pesanteur par rapport à l'ensemble influe sur leurs rapports réciproques et sur l'action mécanique qu'ils exercent l'un sur l'autre.

Les constituants ne sont pas seulement des corps pesants. Ils ont d'autres propriétés qui facilitent, gênent ou modifient cette action mécanique : élasticité et résistance des membranes, leur perméabilité ; contractilité et extensibilité du protoplasme, son hémiperméabilité ; pression osmotique des molécules dissoutes et autres forces moléculaires ; quasi-incompressibilité et cohésion de l'eau, sa mobilité, etc.

Ces constituants sont solidaires. Les membranes forment un réseau alvéolaire continu, un squelette déformable. L'eau constitue un milieu liquide continu, imbibant toutes les substances, mais elle est retenue inégalement dans les cellules par les forces moléculaires de ce milieu hétérogène et elle se renouvelle.

Formée de substances si diverses et agencées de façon si complexe, non seulement la plante est déformable par la pesanteur, surtout au moment de la croissance, mais encore ses déformations doivent être tout autres que celles d'un corps inerte, bien que chacune des actions élémentaires soit un fait de nature purement mécanique ou physique pouvant avoir des conséquences d'ordre chimique. Il en est ainsi fatalement, que le protoplasme possède ou non une propriété spéciale.

La pesanteur agit sur la masse des cellules qui pressent ainsi les unes sur les autres ; c'est ce qui constitue la pression extracellulaire.

La pression antagoniste est la pression constituée par la turgescence. Nous sommes ramenés aux causes de la répartition de l'eau pour expliquer cette fois, non la réaction à la pesanteur, mais l'action de ce facteur. Notons que la pesanteur est à coup sûr l'une des causes de la répartition de l'eau puisqu'elle détermine des incurvations.

Le problème du géotropisme est avant tout une question de turgescence. Il faut montrer comment un même mode d'action peut conduire à des réactions si diverses dans l'espace et si variées dans le temps, en outre si différentes de la chute des corps. Nous étudierons successivement la réaction de l'organisme à la pesanteur, le mode d'action de la pesanteur, puis les conditions de son action.

2. — La réaction à la pesanteur

On connaît les manifestations du géotropisme. Nous n'exposerons que les faits nouveaux et quelques données anciennes pour les compléter et pour préciser certains points auxquels il sera fait allusion par la suite :

Dans nos expériences, nous nous sommes surtout servi de la Fève et de la Belladone. La tige de la Fève est prismatique à section carrée, creuse dans la longueur des entrenœuds. Celle de la Belladone est cylindrique, pleine, bien plus lignifiée; elle porte des feuilles grandes et lourdes.

Les expériences ont été faites comparativement, à la fois à l'obscurité et à la lumière, dans l'air et dans l'eau (tige et annexes immergées). Les racines ont été observées dans l'eau ; elles s'étaient développées soit dans la terre, soit dans l'eau.

Incurvation simple. — Le redressement d'une tige placée horizontalement est une succession de mouvements contraires. La direction définitive n'est acquise que par tâtonnement. C'est un peu le problème du chat qui retombe sur ses pattes. Non seulement la région fixe sert de point d'appui à la région incurvable, mais encore chacune des parties qui composent cette dernière joue ce rôle de point d'appui permettant le relèvement des autres.

Dans la Fève par exemple, le pétiole foliaire, qui prolonge la tige, s'incurve d'abord vers le haut : puis le mouvement s'étend de proche en proche à toute la région de la tige en voie d'allongement. Chacune des tranches successives de la tige doit soutenir un poids-mort qui est d'autant plus grand qu'elle est plus loin du sommet, ce qui exige une force de plus en plus grande. D'autre part l'incurvation rapproche de la région d'insertion le centre de gravité du poids-mort, ce qui diminue la longueur du bras de levier de la résistance et rend le poids-mort de moins en moins lourd à mesure que la courbure s'effectue. L'incurvation devrait, semble-t-il, devenir plus rapide. Or suivant le cas, la vitesse augmente ou diminue. C'est que l'incurvation est le résultat d'une inégalité dans la croissance et que cette inégalité dépend de causes multiples dont il sera question plus loin.

A la fin, la tige est coudée plus ou moins près du point où cesse l'allongement ; tout le reste a pris une orientation verticale. Mais avant d'en arriver là, il s'est produit une série d'oscillations autour de la verticale. Une tranche transversale mince est en équilibre stable quand son axe est vertical ; l'incurvation s'y arrête lorsqu'elle a acquis cette position. Mais la tranche voisine n'a pas encore atteint sa position d'équilibre ; elle continue à s'incurver déplaçant la précédente. Celle-ci s'incurve à nouveau, mais en sens inverse, pour revenir à la verticale. Les tranches successives étant solidaires, il en résulte un double mouvement d'inflexion et de contre-inflexion qui se traduit par une courbe en S. Ce mouvement en S se propage du sommet vers la base, les diverses parties faisant perdre l'équilibre à celles qui les surmontent, mais leur servant de point d'appui pour retrouver leur équilibre. La forme en S se maintient à la base plus ou moins nette. On en voit ici l'origine.

Si l'on essaie de gêner l'incurvation en obligeant la tige à soulever un poids supplémentaire suspendu soit à la tige elle-même, soit à l'une de ses feuilles, ou bien le poids est léger et il est soulevé, ou bien il est lourd et la tige se tord irrégulièrement. Dans tous les cas, dès qu'on supprime le poids additionnel, se produit une incurvation brusque plus ou moins accentuée. Souvent alors le sommet dépasse la verticale, ce qui montre que l'inégalité de la croissance peut se prolonger tant que la position d'équilibre vertical n'est pas réalisée, même au delà de la mesure qui serait nécessaire pour le réaliser.

Incurvation en U. — On obtient une incurvation en U avec une tige détachée, couchée horizontalement et fixée en un point. Si le point de fixation est voisin de la base, le sommet se redresse comme en temps normal. S'il est voisin du sommet, c'est la base qui se redresse. S'il est vers le milieu de la région de croissance, sommet et base se relèvent vers le haut en une courbure en U.

En réalité dans tous les cas, il y a courbure en U; les deux branches de l'U sont seulement égales ou inégales suivant la position du point fixe. La tige n'est pas polarisée puisque les deux extrémités se comportent de même façon. Le poids spécifique de la tige l'entraînerait vers le bas dans l'air, vers le haut dans l'eau. Dans les deux milieux, l'équilibre mécanique stable de croissance n'est atteint qu'en direction verticale ascendante. C'est une question de mécanisme de la croissance, de jeu des constituants, où l'orientation du protoplasme n'a manifestement rien à faire.

La base ne se redresse pas comme le sommet, quand la croissance longitudinale y est ralentie ou terminée. La portion incapable d'allongement est soulevée passivement en bloc et ce poids-mort gêne la manifestation du géotropisme de la portion plus jeune. Elle peut l'entraver et empêcher le redressement. Là où les conditions sont telles que ce poids puisse être soutenu, la portion inerte est entraînée au delà de la verticale par incurvation des autres régions ; elle demeure oblique étant incapable de revenir en arrière.

(*A suivre*)

RECHERCHES
SUR LES
FRANKÉNIACÉES

par M. E. SURGIS

(Suite)

BEATSONIA COMPACTA **Surgis,** *esp. nouv.* Pl. 2, fig. 1b.

Arbrisseau dressé, excessivement rameux, compact, brun clair ou cinerascent. *Racine* non observée. *Tige* dressée, cylindrique, de 2 mm. environ de diamètre, brun clair à la base où l'écorce s'exfolie souvent en lames canescentes et le reste plus foncé, très glabre, la partie inférieure sans ramifications et à nœuds très saillants, la partie supérieure à ramification nettement opposée. *Rameaux* très nombreux, naissant à l'aisselle des feuilles, appliques, dressés, rectilignes, très grèles et très cassants, cylindriques, articulés et insensiblement renflés aux nœuds, lisses, pourpracés ou paille, entre-nœuds de longueur à peu près constante dans toute la plante et égale à 6–8 mm., seulement un peu plus courts au sommet ; rameaux et ramuscules absolument lisses et très glabres. *Feuilles* caulinaires et ramaires petites, opposées et toutes semblables sur la même plante, oblongues ou linéaires-ovales, de 2-3 mm. de long et 1-1,5 mm. de large, à sommet et base obtus, marge nettement révolutée, faussement charnues, en réalité toujours minces, sans nervures ni veines apparentes sur les 2 faces ; feuilles florales comme les autres, mais faussement verticillées quaternées, en réalité opposées par paires ; toutes absolument glabres sur la face supérieure comme le reste de la plante, mais portant sur la face inférieure des poils très courts et très nombreux ; pétiole très court, aplati, à base élargie en une gaine amplexicaule longue, glabre, mais à bords longuement ciliés. *Fleurs* blanches, plus grandes que les feuilles, longues de 5 mm environ, solitaires à l'extrémité des rameaux ou groupées par 3 quand le sommet de la tige et les 2 dernières ramifications opposées sont florifères, toujours entourées de 4 feuilles florales. *Calice* avant l'anthèse subcylindrique, droit, à base et sommet obtus, 3 mm. de long, 1 mm. de diamètre ; après l'anthèse cylindrique, subaccrescent, 3,5 mm. de long, de couleur plus foncée que celle de la tige et des feuilles, à 5 divisions : dents courtes, 1/4 de la longueur du calice, triangulaires-arrondies, obtuses, subégales, dressées ; côtes saillantes, larges, subcarénées, à 2 nervures foncées assez larges, assez nettes à l'extrémité de la dent mais souvent confondues dès la moitié du calice : sillons étroits, clairs ; l'ensemble entièrement glabre : préfloraison valvaire. *Corolle* à 5 pétales, hypogynes, libres, un peu marcescents, blancs, dressés, largement cunéiformes, presque triangulaires : à limbe plan et sommet arrondi, irrégulièrement denté et comme rongé, mince, à 6-8 nervures peu nettes, très peu ramifiées, passant assez brusquement en un onglet 2 fois plus court que le limbe, présentant à sa partie inférieure 2 bandes d'épaississement parallèles à la marge, fortement colorées se rejoignant en haut et en bas en laissant entre elles une zone plus claire à nervure médiane visible, la base assez large, tronquée, droite ou légèrement contournée ; à peine plus longs que le calice, longueur 5 mm., largeur 3 mm. ; préfloraison imbriquée : pétales plissés longitudinalement ; limbe beaucoup plus grand que l'onglet très court, base très obtuse. *Etamines* 5, hypogynes, inégales, 3 plus grandes de 3-3,5 mm. et 2 plus petites de 2,5-3 mm., alternant avec les pétales, pressant l'ovaire dans sa moitié inférieure, ensuite dressées ou légèrement arquées, puis serrées par les anthères des 3 plus grandes autour du style et immédiatement au-dessous des stigmates, les 2 autres anthères au-dessous de celles-ci ; jamais exsertes, toujours plus petites que le gynécée et que la corolle, jamais marcescentes mais entraînées ainsi que les pétales et le style en dehors du calice au moment de la maturation de l'ovaire par la croissance notable de celui-ci ; filets pétaloïdes, jaune foncé, minces, plans et un peu subulés à la partie supérieure, ensuite insensiblement plus larges, plus foncés et carénés, puis à nouveau insensiblement et régulièrement rétrécis jusqu'à la base avec 2 bandes d'épaississement parallèles semblables à celles des pétales, enfin assez largement soudés à la base en une courte urcéole entourant le gynophore ; en préfloraison partie inférieure du filet proportionnellement plus développée ; anthères fixées au milieu du dos par un point large et foncé, extrorses, dressées, égales, petites, jaunes, rondes, lisses, à 2 loges hémisphériques rarement inégales, parallèles, sans connectif, soudées seulement au point d'insertion du filet, déhiscentes par une fente longitudinale et latérale, en préfloraison mûres avant l'ouverture de la fleur. *Pollen* simple, subglobuleux-tétraédrique, petit (10-12 µ de diamètre), à surface lisse et creusée de 3 sillons profonds mi-méridiens. *Ovaire* supère, central, presque sessile, glabre, lisse, ovale-allongé, de 2 mm. de long et 1 mm. de diamètre, à sommet et base larges, uniloculaire, à 2 carpelles portant chacun 2 placentas pariétaux, minces et placentifères sur toute leur longueur. *Ovules* assez gros et nombreux, environ 8 par valve, bisériés, dressés, semi-anatropes, à funicule très court, raphé et chalaze peu visible, à micropyle presque latéral (au 1/3 de la hauteur de l'ovule à partir du funicule), à surface verruqueuse, ovales-obovés, à sommet obtus et base aigüe. *Style* unique, central, égale à l'ovaire, dépassant un peu les étamines, cylindrique, rectiligne et sans renflement, assez épais, branches stigmatiques nulles ou très courtes. *Stigmates* terminaux, petits, capités, chagrinés. *Fruit* : une capsule incluse dans le calice et presque de même longueur, elliptique, 3 mm. de long, 1,5 mm. de diamètre, base élargie et sommet obtus, à déhiscence loculicide longitudinale complète, uniloculaire, bivalve ; péricarpe à valves elliptiques, base obtuse et sommet un peu aigu, assez épaisses, de couleur foncée et à marge révolutée. *Graines* assez grosses, longues de 1 mm., ayant les mêmes caractères extérieurs que les ovules, 6-8 par valve ; tégument assez épais, crustacé ; albumen farineux ; plantule mince, presque transparente, droite, oblongue-linéaire, dans l'axe de la graine et égale à la moitié de sa longueur, à radicule épaisse, à tigelle épaisse et longue, à cotylédons ovales, presque circulaires, aussi longs que la radicule et la tigelle réunies, à peine plus larges, gemmule invisible.

DIST. GÉOG. : Endémique dans l'Ile de Sainte-Hélène (Postel, in Herb. Mus. Paris ! (type), Bois., Reut., Deles., Caen. D C. etc.)

REMARQUE : Dans le *B. compacta* Surgis, il arrive que les pétales paraissent exserts comme dans le *B. portulacifolia*. Il n'en est rien en réalité, et une étude moins superficielle de la fleur montre que ces organes sont détachés du réceptacle et poussés en dehors par l'ovaire accrescent.

GENRE IV

ANTHOBRYUM (Philippi), COMB. NOUV. Surgis

Ce genre a été créé par Philippi : *Cat. plant. in itin. Tarap.*, p. 51 (1891) ; *Verz. Pfl. Antof. u. Tarapaca*, p. 81 (1891). Sa diagnose originale contient quelques erreurs qui ont pour beaucoup contribué à lui faire attribuer le genre *Anthobryum* aux Primulacées et qui par conséquent méritent d'être relevées. — La *corolle* n'y est pas monopétale, comme il l'affirme : mais là, comme dans beaucoup d'autres *Frankéniacées*, les onglets et les appendices des pétales en se recouvrant en partie donnent l'apparence d'une soudure dans la partie médiane de la corolle, la partie supérieure du limbe ainsi que la base des onglets restant nettement séparés. — Les *étamines* ne sont pas non plus soudées à la base de la corolle, mais simplement soudées entre elles à leur extrémité inférieure en une sorte de courte bague qui entoure le gynophore. Quant aux *ovules*, ils ne sont pas fixés seulement à la base de l'ovaire, mais sur une hauteur relativement importante des placentas pariétaux.

En ramenant le genre *Anthobryum* dans la famille des *Frankéniacées*, nous lui avons conservé son rang de genre et nous lui avons incorporé le *F. triandra* Rémy pour plusieurs raisons. Tout d'abord, il nous est apparu *que le caractère le plus constant dans un même groupe était le nombre des étamines*. Certains auteurs ont nié cette constance : c'est une erreur de fait due aux caractères intrinsèques de la fleur. Chez les *Frankéniacées*, les anthères sont mûres et mettent leur pollen en liberté avant l'ouverture de la fleur. Aussitôt que celle-ci est ouverte, elles se fanent très vite et tombent d'autant plus facilement qu'elles ne sont généralement fixées que par un point à l'extrémité d'un filet subulé. Qu'on ajoute à cela l'action dévorante des insectes qui en sont friands, et l'on comprendra qu'il est excessivement rare de trouver une fleur épanouie dans laquelle le nombre des anthères est intact : première source d'erreurs dans le dénombrement des étamines. Enfin la fragilité des filets, leur confusion toujours possible avec les onglets et leurs appendices qui ont le plus souvent la même forme, et surtout l'accrescence très notable de l'ovaire qui pousse en dehors de la fleur pétales et étamines, fournissent une seconde source d'erreurs. Pour notre compte, si nous admettons que le nombre des pétales et et des divisions du calice varie quelquefois (dans la proportion approximative de 4 à 5 % des fleurs examinées), nous nous refusons à souscrire à l'opinion de nos devanciers, convaincu que nous sommes que la variation du nombre des étamines est très rare chez les *Frankéniacées*, beaucoup plus rare que celle des éléments des verticilles floraux externes. Au reste, et comme nous l'avons mentionné dans la technique, il est facile d'éliminer ces causes d'erreurs : il suffit de s'adresser à des fleurs sur le point de s'épanouir ou à des préfloraisons, même très jeunes : on y trouvera les anthères au complet et entièrement développées.

La plupart des auteurs, tenant compte de la constance du nombre des étamines et du nombre des carpelles chez les *Frankéniacées* avaient divisé la famille en trois genres de la façon suivante : *Hypericopsis* (étamines nombreuses et 3-5 carpelles), *Beatsonia* (5 étamines et 2 carpelles), *Frankenia* (étamines variant de 3 à 6, et 3 carpelles). Si l'on remarque que chez les vrais *Frankenia* qui ont tous un « air de parenté » profondément marqué, le nombre des étamines est toujours de 2+2 ou de 3+3, on conviendra qu'il était logique d'en séparer les espèces qui n'ont pas ce caractère de première importance et en particulier le *Frankenia triandra* Rémy qui avait — tel qu'on le comprenait avant nous — des formes à cinq étamines et des formes à trois étamines. Nous avons attribué cette espèce, dans des conditions que nous préciserons plus loin, au genre *Anthobryum* qui a lui-même 3 carpelles avec 5 étamines. Ajoutons que cette division, qui rend au genre *Frankenia* toute son homogénéité, se justifie encore par d'autres raisons de réelle valeur. Si les *Frankenia* sont des arbustes ou des sous-arbrisseaux, ou plus rarement des herbes annuelles à tiges couchées puis redressées, les *Anthobryum* sont des plantes de port bien différent : des plantes alpines, à peine hautes de 2 à 3 cm. et croissant en coussin très serré. Elles en diffèrent encore profondément par d'autres caractères importants comme la forme et l'imbrication des feuilles.

Deux questions de synonymie

On a donné au *F. triandra* Rémy comme synonymes :

1° *Anthobryum* Philippi, in *loc. cit.* : K. Reiche, in *loc. cit.* — Niedenzu, in *loc. cit.* — Bray, in *loc. cit.* — Fries, in *loc. cit.*

2° *Pycnophyllum sulcatum* Grisebach, in *Pl. Lorentz.*, p. 28 (1874) : W. L. Bray, in *loc. cit.* — Kurtz, in *loc. cit.* — Fries, in *loc. cit.*

I. *Anthobryum* Philippi est-il synonyme de *F. triandra*?

La question se pose de la façon suivante :

D'une part, en 1847, Rémy in *Ann. sc. nat.*, sér. 3, t. 8, p. 237, crée le *F. triandra*, espèce à laquelle il attribue 3 *étamines*.

D'autre part, en 1891, Philippi, in *loc. cit.*, crée le genre *Anthobryum* avec 2 espèces : l'*A. tetragonum* et l'*A. aretioides*, toutes deux à 5 *étamines*. Il place son nouveau genre dans la famille des Primulacées, sans doute induit en erreur, comme nous l'avons montré ci-dessus, par certains caractères intrinsèques de la fleur, difficiles à vérifier. En 1896, K. Reiche, in *loc. cit.*, l'attribue à la famille des *Frankéniacées* et dans le supplément il ajoute : « Les 2 espèces d'*Anthobryum* paraissent coïncider avec le *F. triandra* Rémy ». — Niedenzu reproduit simplement sa manière de voir, non sans avoir constaté que le *F. triandra* pourrait être considéré comme le représentant d'un nouveau genre. En 1898, Bray, in *loc. cit.*, p. 396 et 409 affirme à nouveau la synonymie de *F. triandra* et des 2 espèces d'*Anthobryum* et discute en même temps leur distribution géographique. — Enfin en 1905, Fries, in *loc. cit.*, p. 125, dit : « Les 2 espèces d'*Anthobryum* sont identiques au *F. triandra.* »

Remarquons tout d'abord l'illogisme de ces dernières affirmations. En effet, de deux choses l'une, ou *F. triandra* = *Anthobryum*, et les deux espèces de ce genre ne doivent pas être maintenues ; ou bien *F. triandra* = les 2 espèces d'*Anthobryum* et alors il est de toute évidence que le *F. triandra* doit être divisé en deux espèces distinctes.

Nous avons étudié avec beaucoup de soin :

1° l'échantillon type du *F. triandra* Rémy conservé au Muséum de Paris. En nous adressant à des fleurs jeunes ou en préfloraison, nous avons pu constater qu'elles étaient toutes à 3 *étamines*.

2° des fragments de l'échantillon type de Philippi de l'*A. tetragonum* Nous lui avons trouvé 5 *étamines* conformément à la diagnose originale.

3° des fragments de l'échantillon type de Philippi de *l'A. aretioides*. Il est également à 5 *étamines* comme l'indique sa diagnose originale.

De la comparaison de ces 3 types, nous sommes arrivé aux conclusions suivantes.

A. *Au point de vue générique*, et en tenant compte des raisons indiquées plus haut, ces 3 plantes appartiennent sans contredit à un même genre, le genre Anthobryum.

B. *Au point de vue spécifique.*

a. Le type de Rémy (à 3 étamines) est bien différent des 2 autres types (à 5 étamines) et constitue une bonne espèce : l'*Anthobryum triandrum* (Rémy) comb. nouv. Surgis.

b. Les deux types de Philippi sont deux plantes différant par un ensemble de caractères suffisants pour justifier leur maintien comme espèces, ce sont : l'*Anthobryum tetragonum* Philippi et l'*Anthobryum aretioides* Philippi.

D'où la division du genre *Anthobryum* qu'on trouvera plus loin.

II. ***Pycnophyllum sulcatum* Gris.**, est-il **synonyme** de ***F. triandra* Rémy** et, par voie de conséquence, est-il syn. de l'une des trois espèces du gendre *Anthobryum* tel que nous le comprenons ? Pour trancher cette question d'une façon définitive il aurait fallu pouvoir comparer l'échantillon type de Grisebach aux trois échantillons types ci-dessus mentionnés.

Mais, d'une part, Gris. n'a pas indiqué de type et, d'autre part, il ne nous a pas été possible de nous procurer une plante concordant avec sa diagnose princeps. Dans ces conditions il nous a fallu nous en rapporter à cette diagnose et aux dessins de l'auteur ; de leur étude, nous pouvons conclure que *P. sulcatum* n'est synonyme d'aucune des espèces d'*Anthobryum* que nous connaissons.

Division du genre Anthobryum *(Philippi)* **comb. nouv.** *Surgis.*

+ *Etamines 3*, beaucoup plus longues que les pétales, ovaire globuleux, style au moins 2 fois plus long que l'ovaire, stigmates elliptiques, gaine non ciliée. . . . . 1. *A. triandrum* (Rémy) *comb. nouv.* Surgis.

+ *Etamines* 5, plus longues que les pétales, ovaire ové, style à peine plus long que l'ovaire, stigmates globuleux, gaine ciliée.
    × Rameaux prismatiques, à 4 arêtes, touffus, très denses, feuilles obtuses, anthères rouge foncé . . . . 2. *A. tetragonum* Philippi.
    × Rameaux cylindriques, lâchement touffus, feuilles aiguës, anthères jaunes. 3. *A. aretioides* Philippi.

Nous ne reproduirons pas ici la description détaillée de chacune de ces 3 espèces que nous avons faite dans notre « Etude sur les Frankéniacées ». L'étude attentive de la Pl. 2, fig. 2, 3, et 4, permet de se rendre compte de leurs caractères respectifs et des principales différences qui les séparent.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE ANATOMIQUE

HISTORIQUE

1883. — Vesque (*Contrib. hist. syst. feuille Caryop.*, *Ann. sc. nat.*, 6e sér., t. 15, p. 119), tente une classification anatomique de la famille, basée sur l'étude de la feuille. Son travail, très intéressant à plusieurs titres, pèche cependant par la base car il a été fait sur des échantillons dont certains étaient de toute évidence mal déterminés ; de plus, il ne mentionne nulle part la présence des glandes, organes les plus caractéristiques de l'anatomie des Frankéniacées, qu'il confond certainement avec les stomates.

1885. — Vuillemin (*Péryc. des Caryop. Bull. soc bot. Fce.*, t. 32, en note, p. 281) étudiant la marche de la sclérification dans cette famille, en rapproche les Frankéniacées dont le mode de différenciation histologique est le même.

1885. — Solereder (***Holzstruktur***, p. 73) étudie les faisceaux ligneux de deux espèces de *Frankeniaceæ* et note la petitesse du lumen et l'absence de rayons médullaires.

1887. — Vuillemin (*Rech. glandes épid.*, *Ann. sc. nat.*, 7e série t. V, pp. 168-177). C'est le premier ouvrage important à signaler sur la question des glandes. L'auteur les étudie chez 15 espèces de Frankéniacées ; il note leur disposition sur la feuille, leur structure générale, leur valeur morphologique, leur mode de formation, leur grande analogie avec celles des Plumbaginées ; il indique leur grande ressemblance avec les stomates et les moyens de les distinguer Il en donne 4 dessins, Pl. 4, fig. 14, 15, 16 et 17. Dans ce travail par ailleurs des plus interéssant et très utile à consulter pour chaque espèce en particulier, une grave erreur s'est cependant glissée ; l'appareil glandulaire ne se compose pas, comme le veut l'auteur, de 4 cellules (2 cellules secrétrices, plus 2 cellules annexes) mais bien comme nous le verrons plus loin de 6 cellules (4 cellules secrétrices, plus 2 cellules annexes).

1889. — H. Douliot (*Rech. périd. Ann. sc. nat.*, 7e série., t. X, p. 344, note l'origine sous-épidermique du périderme, ce qui différencie les Frankéniacées des Hypéricacées où elle est péricyclique.

1895. — Niedenzu (*Engl., Die. nat. P flanz.*, III. Teil, 6. Abt., pp. 283-289) étudie la cuticule, les poils, les stomates, le mésophylle de la feuille et le système mécanique qu'il considère comme un caractère anatomique important ; mais en dehors de quelques recherches personnelles, il utilise surtout les données de Vesque, jetant ainsi la suspicion sur ces conclusions dont beaucoup sont discutables. Enfin, il réédite l'erreur de ses devanciers quant au nombre des cellules de l'appareil glandulaire.

1898-1899. — Solereder (*Syst. Anat. Dicotyl.*, Hauptb., p. 119 et in Ergängzugsb., passim ; 1908) utilise les travaux de ses devanciers en en contrôlant un certain nombre. Il est le premier qui ait noté la structure exacte des glandes et indiqué leur présence, non seulement chez les espèces du genre *Frankénia*, mais encore chez celles des genres *Beatsonia* et *Niederleinia*.

En résumé, les travaux anatomiques publiés sur les Frankéniacées n'ont fourni que des renseignements très incomplets et souvent erronés : il importait donc de savoir les reprendre.

GENRE I. NIEDERLEINIA Hieronymus

NIEDERLEINIA JUNIPEROIDES Hieron. (PL. 3).

Feuille.

Etude de l'épiderme en vue plane.

Elle nous a fourni des renseignements intéressants sur la grandeur, la forme, la disposition des cellules épidermiques des faces supérieure, latérales et inférieure. Notons la présence de glandes épidermiques sur les 3 faces, quelquefois appairées (fig. 1) ce qui constitue un excellent caractère d'espèce, et la présence de stomates sur la face inférieure (fig. 2).

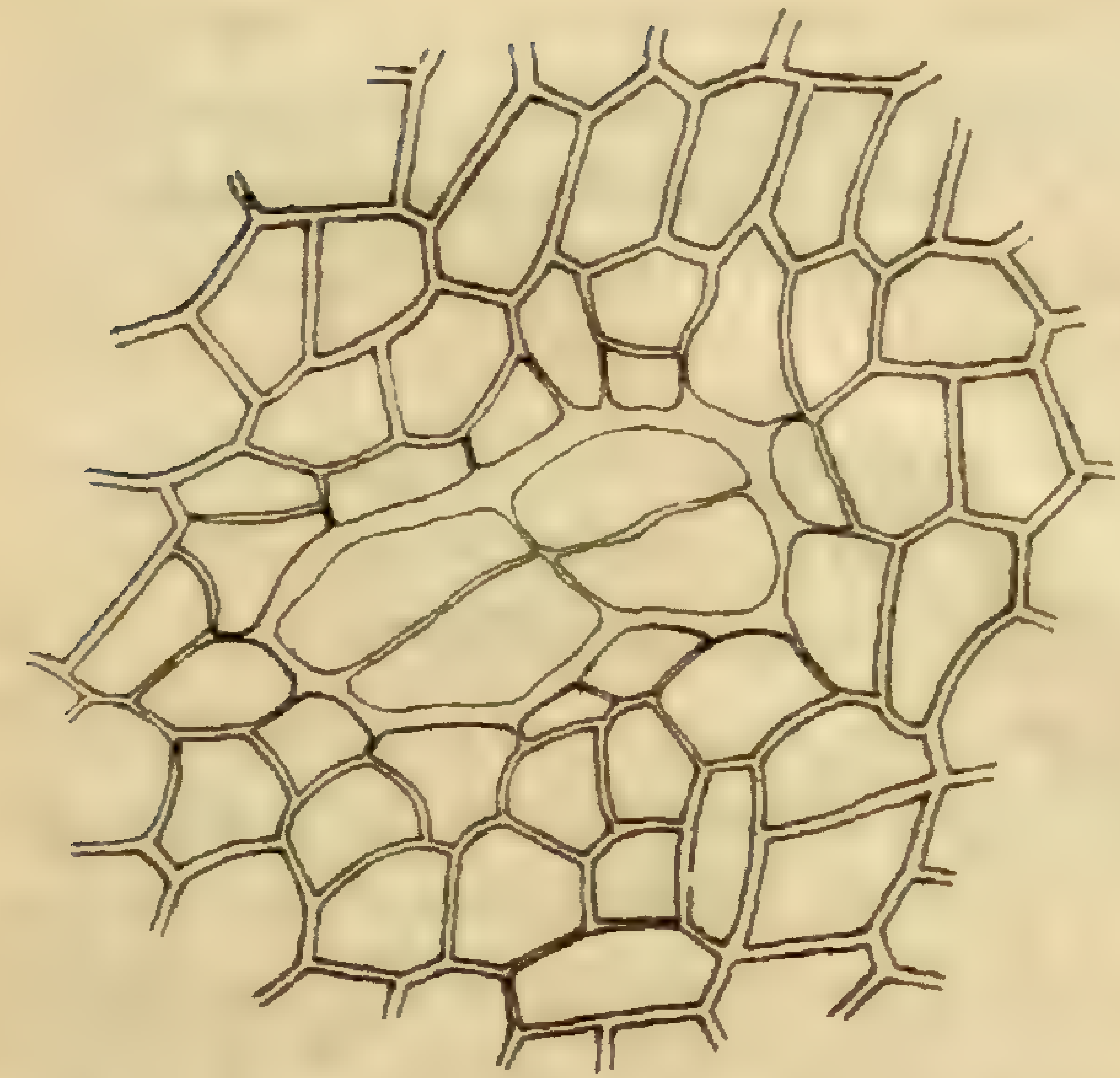


Fig. 1. — Epiderme de la face supérieure de la feuille de *Niederleinia juniperoides* en vue plane : cellules épidermiques et glande double. Gr. 400.

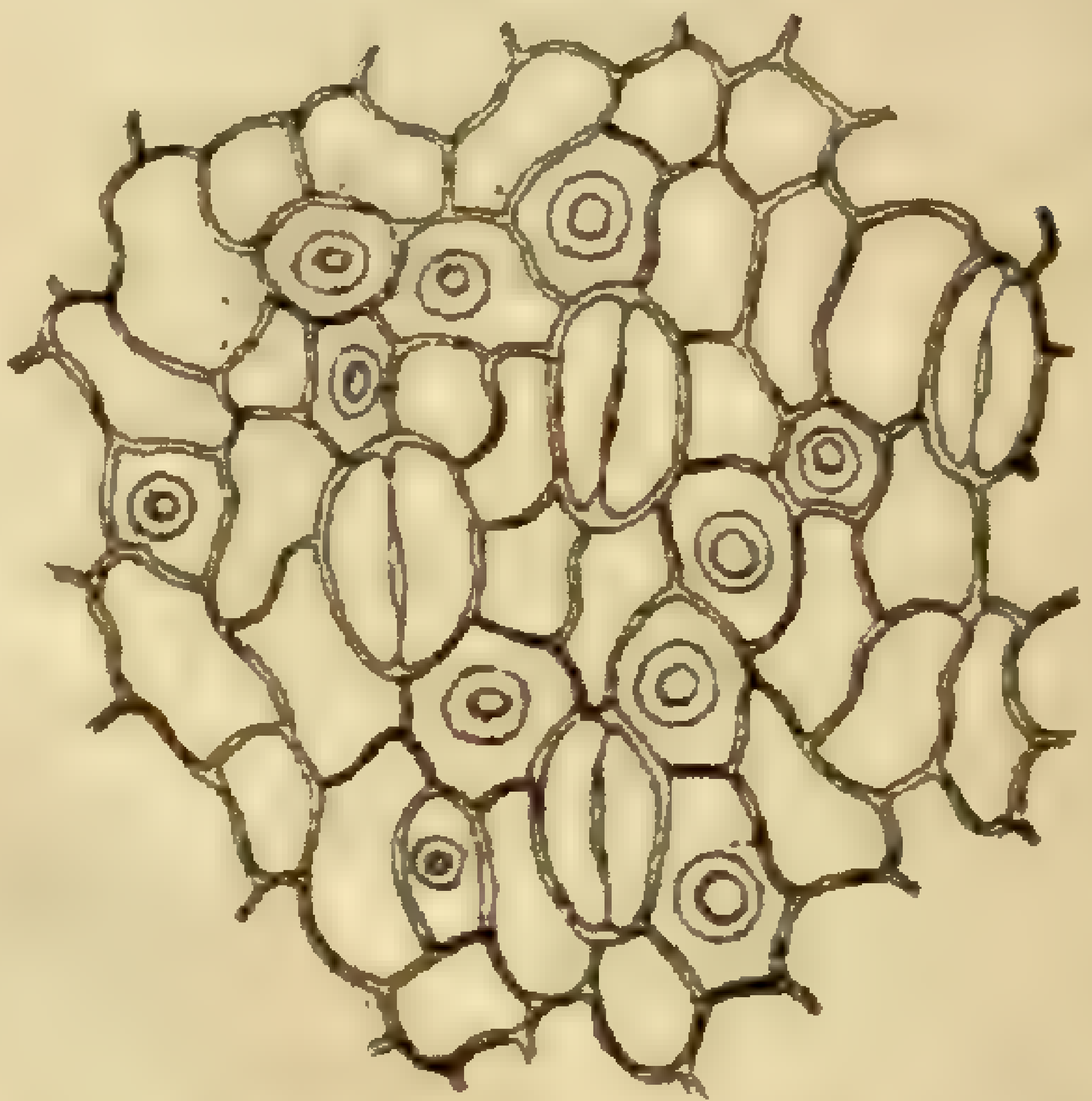


Fig. 2. — Epiderme de la face inférieure de la feuille de *Niederleinia juniperoides* en vue plane : cellules épidermiques, stomates et traces de poils cassés au niveau de l'épiderme. Gr. 400.

Etude de la coupe transversale

Des coupes transversales de la feuille faites à des niveaux différents à partir du sommet présentent des différences de forme considérables (Pl. 3, fig. 1 à 4).

L'*épiderme* est très net, fortement cutinisé ; il porte des glandes, et, sur la face inférieure, des poils et des stomates.

Glandes. — Une *coupe transversale* (fig. 3) passant par son milieu montre qu'une glande se compose d'un complexe de 6 cellules : 4 cellules secrétrices et 2 cellules annexes. Les 4 cellules sécrétrices sont superposées en 2 assises de deux. Les 2 cellules secrétrices externes ont la forme d'un quadrilatère irrégulier ; leur membrane supérieure exposée à l'air libre est rectiligne, parfois légèrement bombée ou sinueuse. La menbrane interne des 2 cellules secrétrices externes est oblique et dirigée par en bas vers la cloison de séparation ; celle-ci, comme aussi les membranes latérales, est mince. Les 2 cellules secrétrices internes ne diffèrent des précédentes que par leur forme plus aplatie et leur largeur légèrement plus grande. Les 2 cellules annexes sont très aplaties, allongées et débordent sensiblement les cellules secrétrices. Leurs parois sont épaissies

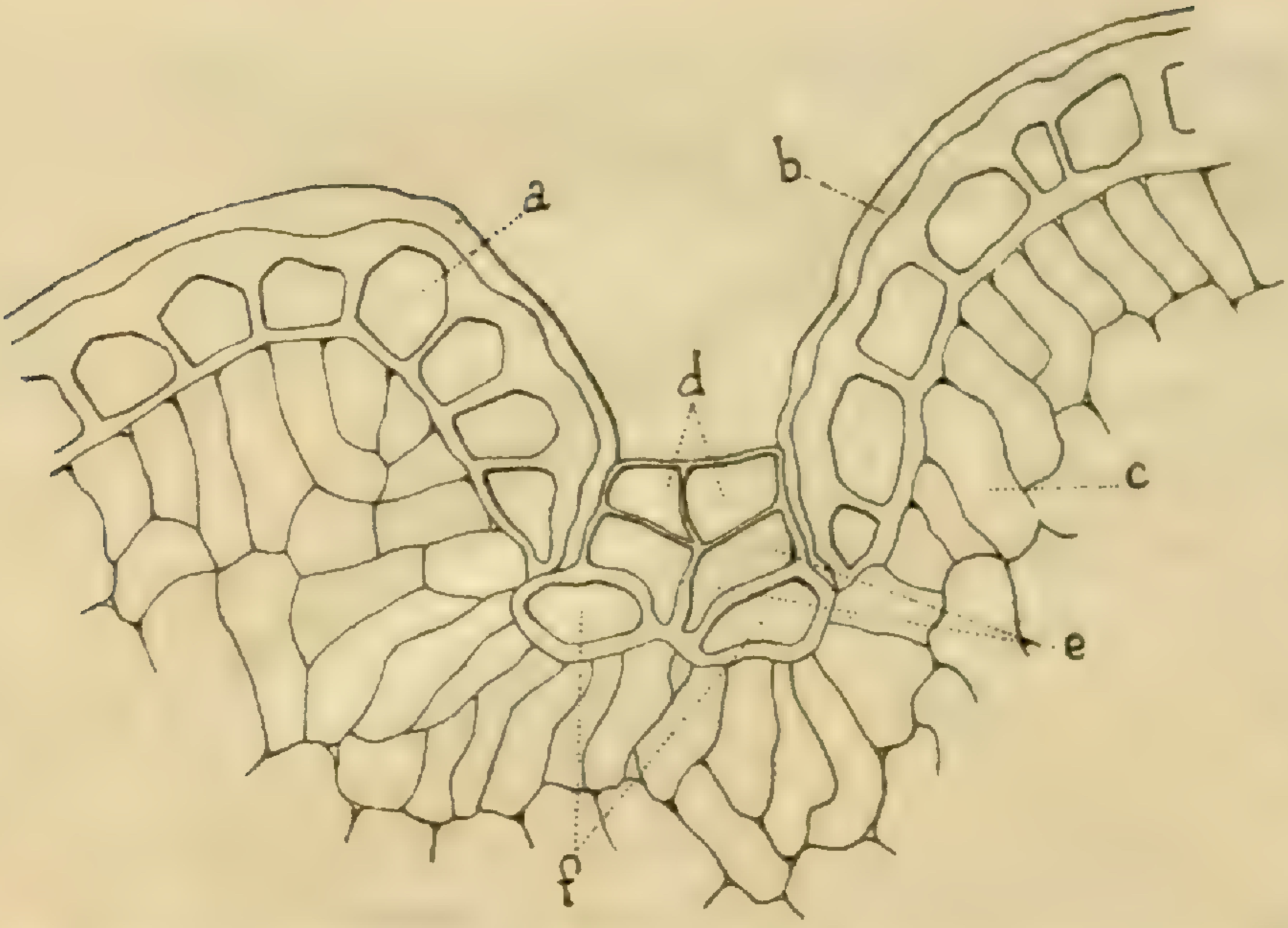


Fig. 3. — Coupe transversale de la feuille de *Niederleinia juniperoides* : face supérieure. a, cellule de l'épiderme supérieur ; b, cuticule ; c, tissu palissadique ; d, cellules secrétrices externes de la glande ; e, cellules secrétrices internes ; f, cellules annexes. Gr. 400.

comme celles des cellules épidermiques proprement dites. Leur largeur totale est d'environ 60 µ.

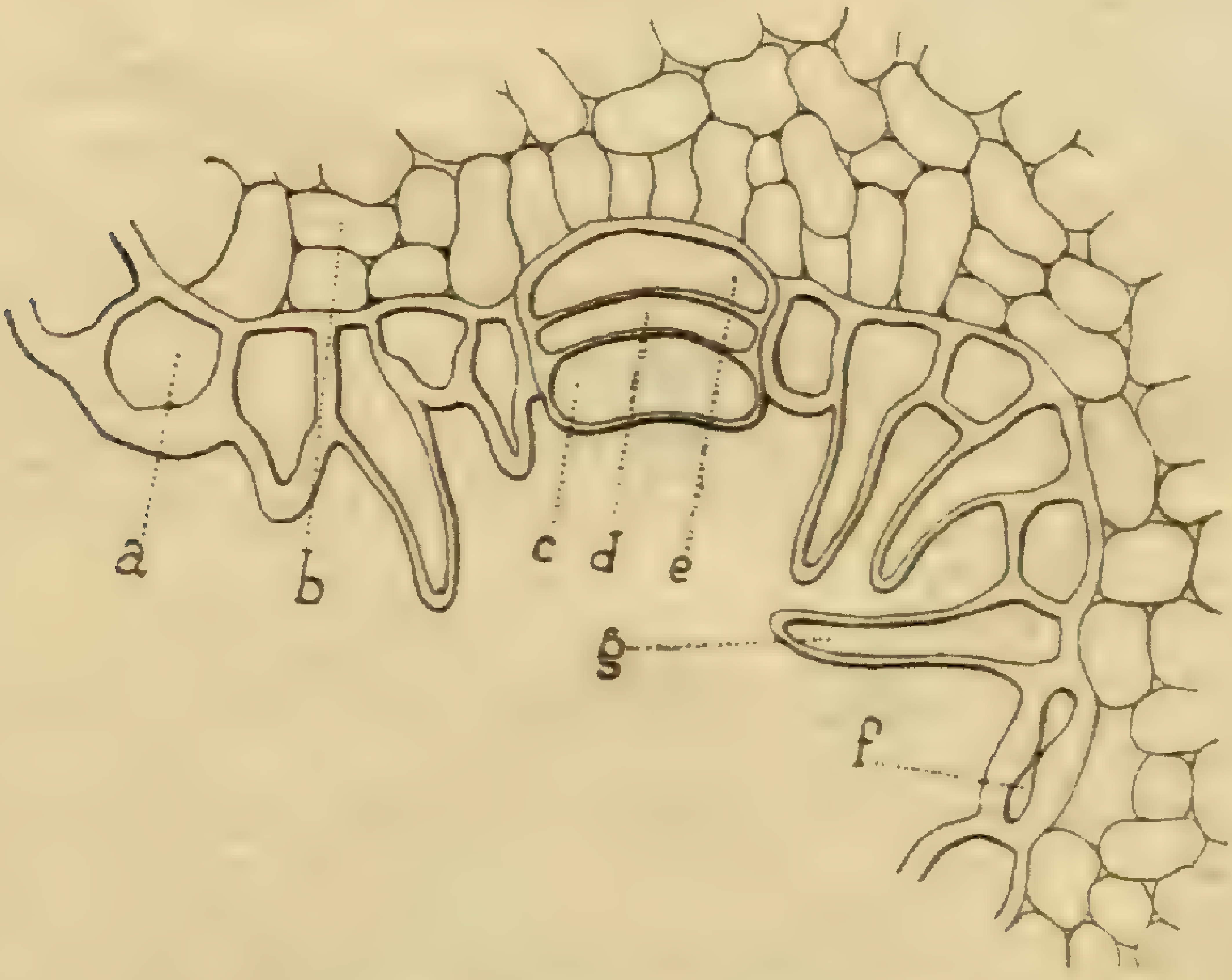


Fig. 4. — Coupe transversale de la feuille de *Niederleinia juniperoides* : face inférieure. a, cellule de l'épiderme inférieur ; b, tissu lacuneux ; c, cellule secrétrice externe de la glande ; d, cellule secrétrice interne ; e, cellule annexe ; f, stomate en coupe longitudinale ; g, poil. Gr. 400.

La *coupe longitudinale* d'une glande de *Niederleinia* (fig. 4 présente un aspect bien différent suivant l'endroit où elle a été faite : l'étude attentive de la coupe transversale pouvait faire prévoir ce résultat. En général, dans une coupe longitudinale, on aperçoit 3 cellules superposées : une cellule secrétrice externe, une cellule secrétrice interne et une cellule annexe à la base de la glande et un peu plus large que les deux autres. Les cellules secrétrices mesurent environ 35 μ et la cellule annexe 45 μ.

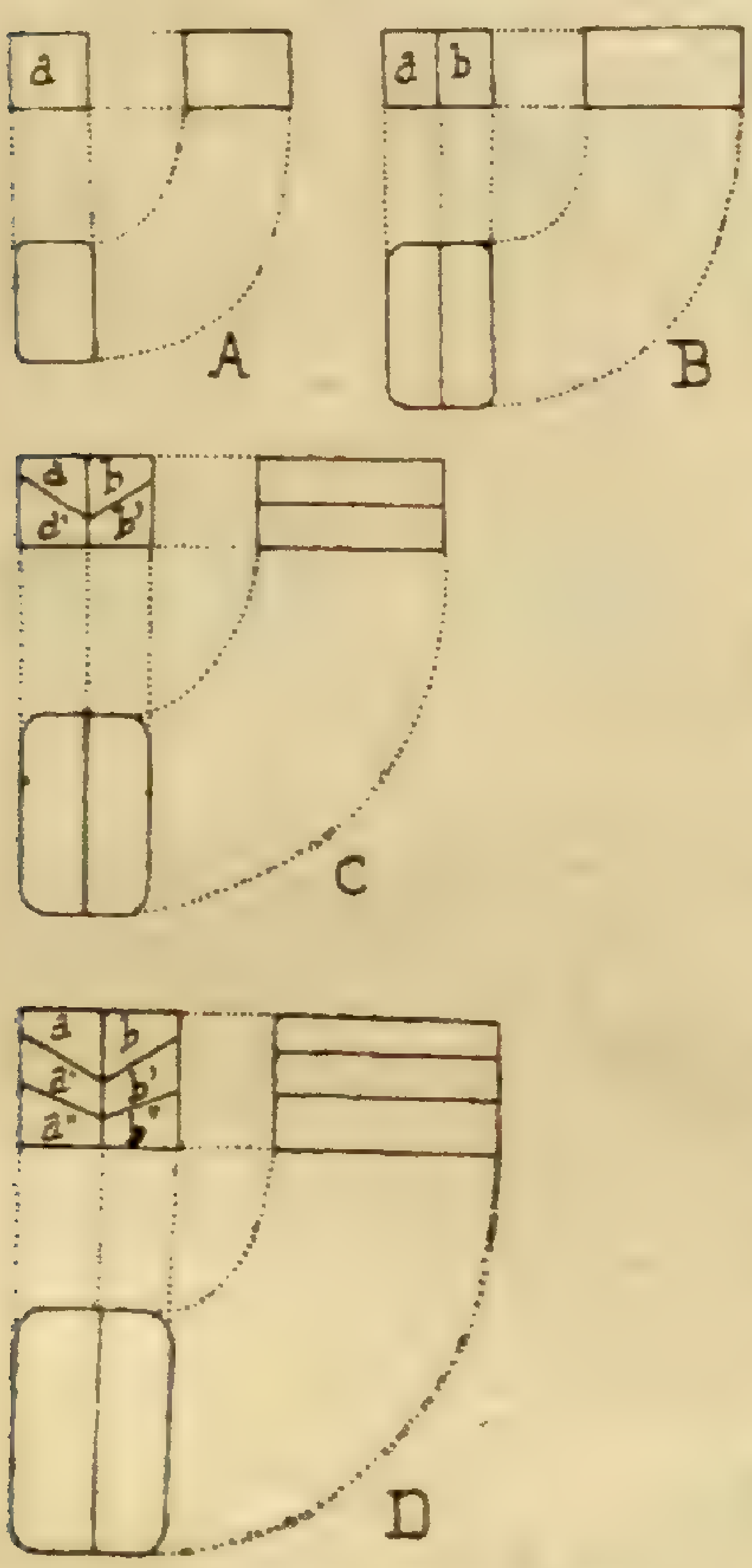


Fig. 5. — Schéma de la formation d'une glande épidermique de *Niederleinia juniperoides*. A, B, C et D. états successifs et figures théoriques obtenues en coupe transversale, en coupe longitudinale et en vue plane.

L'ensemble des 6 cellules de la glande est indépendant des tissus voisins ; il est séparé de l'épiderme par les membranes épaissies des cellules épidermiques et même par leur cuticule qui se continue jusqu'au niveau des cellules annexes.

Les cellules secrétrices externes communiquent avec l'atmosphère et avec les cellules secrétrices internes par de simples perforations, très petites, atteignant environ 1/2 μ de diamètre. Les cellules annexes communiquent avec les cellules secrétrices internes et avec les tissus sous-jacents par des perforations identiques. Dans le genre *Niederleinia*, ces glandes de la face supérieure de la feuille sont situées au fond de très profondes dépressions épidermiques visibles à l'œil nu sur la feuille entière.

Formation des glandes. — Elle résulte de la division d'une cellule épidermique (fig. 5, A, *a*), par une cloison médiane perpendiculaire à la surface de la feuille, en deux cellules filles *a* et *b* (fig. 5, B). Chacune de celles-ci se divise à son tour en deux par une cloison horizontale ou mieux dirigée obliquement vers la ligne de séparation des deux premières cellules ; on a alors 4 cellules : *a* et *a'* *b* et *b'* (fig. 5, C). Les 2 cellules les plus profondes

a' et b'. par un processus identique, se divisent enfin en donnant 2 nouvelles cellules a'' et b'' (fig. 5, D). On a finalement un complexe de 6 cellules : 4 cellules secrétrices dont 2 externes et 2 internes avec 2 cellules annexes placées à la base.

Poils. Ce sont des poils mécaniques, simples prolongements de cellules épidermiques, unicellulaires, très nombreux, courts, à parois épaissies et cutinisées, localisés sur la face inférieure (fig. 4).

Les *stomates* sont petits, simples, entourés de cellules épidermiques semblables aux autres, disposés sans ordre à la surface de la feuille et insérés au niveau des cellules épidermiques.

Le mésophylle est bifacial. Le tissu palissadique (fig. 3) occupe environ la moitié de l'épaisseur de la feuille et se limite aux faces supérieure et latérales. Le tissu lacuneux (fig. 4), très méatique se trouve à la face inférieure. *Le faisceau libéro-ligneux médian*, (fig. 6, A) le seul qui soit bien développé, comprend une vingtaine de vaisseaux ligneux à lumen étroit, un liber formé d'éléments très petits et un gros massif de fibres de sclérenchyme.

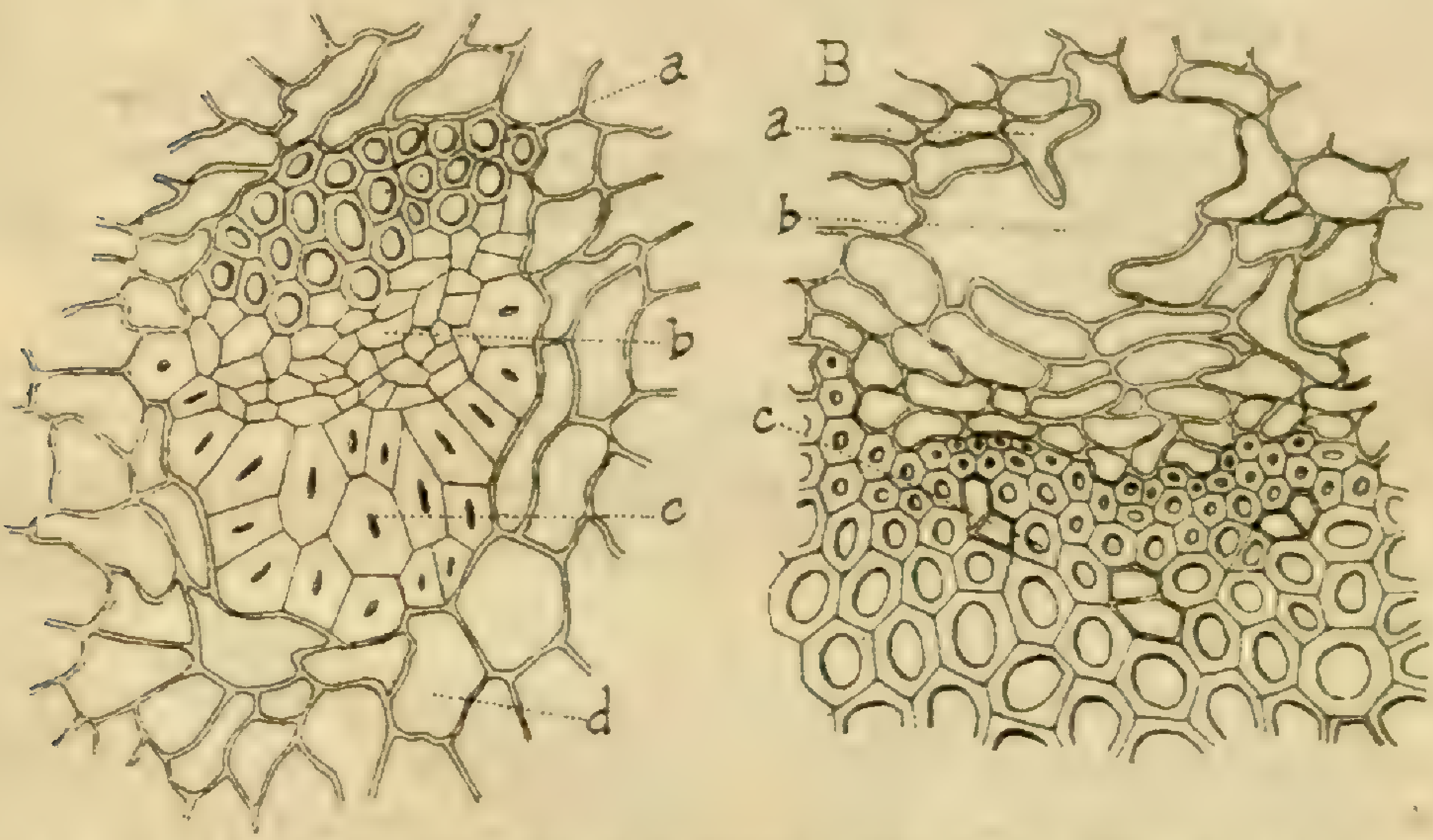


Fig. 6 — **A**. Coupe transversale du faisceau libéro-ligneux médian de la feuille de *Niederleinia juniperoides*. a, bois ; b, liber ; c, fibres de sclérenchyme ; d, gaine de cellules à membrane épaissie et lignifiée. — B. Coupe transversale dans la partie centrale de la tige de *N. juniperoides*. a, moelle ; b, lacune centrale ; c, bois. A et B grossis 400.

L'ensemble du faisceau libéro-ligneux est entouré par un parenchyme à parois épaissies, un peu lignifiées, et qui passe insensiblement au parenchyme du mésophylle.

Oxalate de Calcium. — Il se présente dans la feuille de *Niederleinia* sous la forme de très petits oursins, rares près du sommet de la feuille, mais très nombreux à la base où l'on en trouve jusqu'à 3 par cellule : ils sont localisés au point de contact des deux tissus de mésophylle.

Gaine.

Sa coupe transversale est de forme très variable suivant le niveau auquel elle a été faite (Pl. 3, fig. 5 à 10).

De la comparaison entre la structure de la feuille et celle de la gaine, il ressort deux catégories de faits : 1° dans la gaine, la plante augmente la solidité de l'organe, qui diminuerait nécessairement avec la quantité de tissu, en substituant au parenchyme de la feuille un parenchyme à parois épaissies et sclérifiées et en augmentant le nombre et l'importance des massifs fibreux ; 2° il y a progressivement renversement dans la localisation des tissus lacuneux et palissadique ainsi que dans celle de l'oxalate de calcium.

Tige.

Coupe transversale

Les principaux caractères sont les suivants : moelle à grandes cellules, se résorbant avec l'âge en une grande lacune axiale ; bois formé de vaisseaux à lumen étroit, pas de rayons médullaires (fig. 6, B) liber à éléments très petits ; deux gros îlots de fibres de sclérenchyme reliés par une gaine de 1 ou 2 assises de fibres ; écorce à grandes cellules avec de nombreux cristaux en oursin ; liège d'origine sous-épidermique ; épiderme mince, sans poils, ni glandes, ni stomates.

(A suivre)

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
Ire PARTIE : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

F. Pelourde a apporté plusieurs contributions à l'étude anatomique des *Psaronius* (1). Il a fait voir l'importance des caractères anatomiques de leurs racines pour aider à distinguer les espèces ; c'est ainsi que chez le *Psaronius brasiliensis* l'écorce interne des racines est remarquable par la grande taille des cellules gommeuses souvent associées par deux ou trois et par la présence constante de lacunes. Parmi des *Psaronius* recueillis au Brésil, il a distingué une nouvelle espèce, le *Ps. Solmsi*, à tige conservée et appartenant à la série des formes polystiques.

Mais la plus importante découverte relative aux *Psaronius* est due au comte de Solms-Laubach (2). Elle résout le problème de la genèse du tissu interradiculaire.

On admettait généralement que ce tissu appartenait à l'écorce des tiges et que les racines traçaient le parenchyme cortical avant de devenir libres. En 1902, MM. Farmer et Hill (1) avaient émis une autre hypothèse au cours d'une étude sur les faisceaux des *Marattiacées* : le parenchyme interradiculaire proviendrait des racines mêmes qui donneraient naissance à des productions piliformes s'enchevêtrant en une sorte de pseudoparenchyme. De Solms-Laubach a très bien étudié l'origine du tissu interstitiel sur des spécimens de Thuringe et du Brésil. Cette origine est double : caulinaire et radicale. L'épiderme des tiges était le point de départ d'une production piliforme (haartige Wucherung) : tissu de remplissage d'origine caulinaire. Les racines qui avaient traversé l'écorce se dirigeaient immédiatement vers le bas, accolées à la surface de la tige et soudées étroitement par leur face interne avec les excroissances piliformes. De nouvelles couches de racines adventives se superposaient aux premières. Mais celles-ci formaient à leur surface externe un tissu de remplissage, identique à celui de la tige, et dont les trainées se soudaient aussi avec la face interne des racines qui venaient s'appliquer sur elles. La masse totale de ce qu'on appelle communément l'écorce des *Psaronius* consiste donc en un système primaire de tissu conjonctif d'origine caulinaire et de nombreux systèmes secondaires radicaux se recouvrant les uns les autres et se soudant entre eux.

---

(1) F. PELOURDE : Recherches comparatives sur la structure de la racine chez un certain nombre de *Psaronius* (*Bull. Soc. Bot. France*, LV, 4e série, t. VIII, pp. 352-382, 14 fig. 1908). — Observations sur le *Psaronius brasiliensis* (*Ann. Sc. Nat Bot.*, 9e sér., XVI, pp. 337-352, 7 fig. 1912). — A propos des Psaroniées du Brésil (*Assoc. franç. Av. Sc.*, 43e sess., Notes et mém., 1914, pp. 442-445, fig. 1 et 2).

(2) H. GRAF ZU SOLMS-LAUBACH : Die tiefschwarze *Psaronius Haidingeri* von Manebach in Thüringen (*Zeitschrift fur Botanik*, III, Fasc. 11, pp. 722-757, 1911).

On ne trouve rien de comparable à ce tissu interradical des *Psaronius* chez les *Cyathéacées* ou les *Marattiacées* actuelles. Dans les frondes des *Marattiacées* modernes l'appareil conducteur est constitué de nombreux faisceaux distincts, au lieu d'être continu ou à peu près comme chez les *Psaronius* (2). Il est donc prudent de considérer les *Psaroniées* comme un groupe spécial, distinct des *Marattiacées*.

Comme l'a fait observer M. P. Bertrand (3) « l'étude des fructifications n'est pas sans suggérer aussi quelques restrictions au rapprochement trop hâtif des Psaroniées avec les Marattiales ». Les sporanges du *Senftenbergia elegans* Corda sont isolés, ont un anneau apical pluricellulaire : or ils appartiennent au *Pecopteris pennæformis*,

(1) J. B. Farmer and T. G. Hill (*Annals of Botany*, XVI, pp. 381-383, 1902).

(2) Cf. F. Pelourde : Remarques sur la trace foliaire des Psaroniées (*Ass. franç. Av. Sc. Comptes rendus*, 42e sess., Tunis, 1913, pp. 312-317 ; fig. 1-3).

(3) P. Bertrand : *op. cit.* in *Progressus*, 1912, p. 295.

un vrai *Pecopteris* (1). Mais même quand il s'agit de certains synangiums attribués à des *Marattiacées* paléozoïques, les sporanges sont moins complètement unis que dans les genres actuels de cette famille. M. Scott qui fait cette remarque ajoute : « tandis que chez les *Ptychocarpus* l'union est complète, chez les *Scolecopteris*, *Asterotheca*, *Sturiella*, le *Grand'Eurya* de Stur, chaque sporange est libre dans une large mesure (2). » O. Lignier a de même signalé à Grand'Croix, près Saint-Etienne (Loire), quelques pinnules fertiles d'un *Pecopteris* (*P. intermedia* Ren. peut-être) (3). Les sporanges ont la forme de ceux du genre *Scolecopteris*, sont réunis par quatre en sores, mais ne sont pas coalescents jusqu'à la base. « La synangie n'est pas une caractéristique absolue des *Scolecopteris*, ou le genre *Scolecopteris* doit être dédoublé. »

Genre *Titea* de Solms (4). — L'unique spécimen, bien fragmentaire d'ailleurs, provient du *Permo-Carbonifère* brésilien. C'est une tige entourée d'un manchon dense de racines comme celle des *Psaronius*. Deux bases pétiolaires sont conservées, on ne connait rien d'autre des frondes et on ne possède aucun renseignement sur les fructifications. La partie la plus interne qui soit conservée de cette tige offre plusieurs bandes vasculaires fermées, qui se brisent par places et se résolvent en cordons circulaires. De Solms verrait volontiers des structures intermédiaires entre celle du g. *Titea* et celle des *Psaronius* dans certains *Psaronius* (*Ps. infractus*, *Ps. brasiliensis*, un *Psaronius* brésilien non décrit), dont les cordons vasculaires ont une tendance à s'unir par places en bandes annulaires. En tout cas les traces foliaires plurifasciculées à leur origine sont différentes de celles des *Psaronius* et leur organisation rappelle les traces des *Marattiacées* (5). De plus amples renseignements seront nécessaires pour définir les affinités du genre *Titea*.

---

(1) Cf. P. Bertrand : Note sur un échantillon fructifié de *Pecopteris pennæformis* du terrain houiller d'Anzin (*Ann. Soc. géol. du Nord*, LXI, pp. 222-233 ; pl. VI, 1912).

(2) D. H. Scott, *Studies*, p. 348.

(3) O. Lignier : Etude de pinnules fertiles (?), *Pecopteris intermedia* B. Ren. du type *Scolecopteris* Zenk. (*Bull. Soc. Bot. France*, LXII, pp. 23-42 ; 14 fig., 1915).

(4) H. Graf zu Solms-Laubach : Ein neuer fertiler Pteridineen Stamm aus Brasilien (*Zeitschrift für Botanik*, V, pp. 673-700 ; pl. VI, VII, 1913).

(5) Cf. Isabel Browne on *The New Phytologist*, XIII, N° 3, p. 95, 1914.

e) Ptéridospermées et Cycadofilicinées (1).

Les végétaux dont il va être question font la transition des Fougères aux Cycadinées. Plusieurs des tiges à structure conservée, que Potonié avait réunies dès 1897 en un groupement provisoire sous le nom de *Cycadofilices*, ont pris place parmi les *Ptéridospermées* par suite de la découverte de leurs graines (*Lyginopteris*, *Heterangium*, *Médullosées*). Avec René Zeiller nous préférons le nom de *Ptéridospermées* à celui de Ptéridospermes, que des paléobotanistes (Grand'Eury, Lignier...) ont parfois employé (2). MM. Oliver et Scott n'ont-ils pas écrit les premiers en 1903 *Pteridospermeæ* ? De plus la terminaison « spermes » éveillerait dans l'esprit l'idée d'un groupe de même valeur que Gymnospermes et Angiospermes, alors que les Ptéridospermées constituent une classe, la plus inférieure des Gymnospermes. Il est utile cependant de conserver, provisoirement du moins, le terme de *Cycadofilicinées* pour désigner des tiges dont la structure est connue, mais dont les affinités demeurent à préciser, en l'absence de renseignement sur leurs fructifications.

Nous allons analyser brièvement les travaux récents parus sur les organes végétatifs, en particulier sur les tiges des Lyginoptéridées et des Médullosées (deux familles de Ptéridospermées), puis des Cycadofilicinées. Nous constaterons ensuite les progrès réalisés dans l'étude des graines, des microsporophylles et des microsporanges des Ptéridospermées.

Organes végétatifs des Lyginoptéridées. — Les Lyginoptéridées sont les plus inférieures des Ptéridospermées. « Leurs rachis, écrit Lignier, appartiennent au même type que celui des Primofilicées les plus élevées ; ils possèdent un ensemble de faisceaux endarques-divergeants qui sont de même rangés sur un arc ouvert vers le haut (3). »

---

(1) Cf. D. H. Scott : *Studies in fossil Botany*, ch. X, XI, 1909. — J. P. Lotsy : *Vorträge über botanische Stammesgeschichte*, II, S. 706-729, Fischer, Iéna, 1909. — Coulter et Chamberlain : *Morphology of Gymnosperms*, ch. I, Univ. Chicago Press, 1910. — C. Grand'Eury : Recherches sur les Ptéridospermes (*Bull. Soc. Sc. Nancy*, 19 pages, 15 déc. 1909, 1910). — N. Arber : Zwischenstufen zwischen Farnen und Samenpflanzen (*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, IV, S. 212-218, Iéna, 1913). — A. C. Seward : *Fossil plants*, III, pp. 35-213, 1917.

(2) O. Lignier in *Bull. Soc. bot, de France*, LXIII, 1916, pp. 18, 20, 23.

(3) O. Lignier : Essai sur les transformations de la stèle primitive dans l'embranchement des Phyllinées (*Bull. Soc. Bot. de France*, LVIII, 4ᵉ sér., t. XI, p. XC, 1911).

M. Chodat va plus loin dans cette voie et conclut de ses études sur le genre *Lyginopteris* qu'il s'agit là d'une Fougère et non d'une Cycadofilicinée (1). Il remarque dans la feuille des *Lyginopteris* un faisceau à protoxylème endarque et à metaxylème tout d'abord tangentiel et se fermant en boucle. « Les faisceaux primaires situés au pourtour de la moelle des Lyginodendrons sont des divergeants du type Osmunda en ω renversé... les cordons du Lyginodendron ne sont pas homologues aux cordons des Cycadacées (2). ».

En résumé tandis que pour M. Chodat les *Medullosa* sont des gymnospermes (*Protocycadacées*) à structure plus primitive que celle des Cycadacées actuelles, les *Lyginopteris* sont des Filicinées hétérosporées à mégaspores évoluées, fait à comparer à celui de certaines Lycopodinées paléozoïques (g. *Miadesmia*, g. *Lepidocarpon*).

Les Lyginoptéridées sont-elles des Fougères ou des Gymnospermes inférieures ? La présence dans leurs tiges d'une couronne de bois secondaire centrifuge n'est pas un argument péremptoire : « Les tissus libéro-ligneux secondaires, écrit Lignier, ne sont pas spéciaux à l'embranchement des plantes à graines, mais du moins, plus qu'ailleurs, ils semblent y avoir pris une importance prépondérante, surtout dans les parties basses du mériphyte. »

L'étude détaillée, que M. Weiss a faite (3), des jeunes racines de *Lyginopteris*, admirablement conservées dans des nodules houillers du Lancashire, a démontré que la lame ligneuse bipolaire des radicelles est située dans un plan perpendiculaire aux faisceaux ligneux de leur racine mère : c'est, d'après Van Tieghem, un caractère phanérogamique. Il en est de même de la présence de formations secondaires dans les racines âgées (4).

L'argument décisif (présence de graines) sera discuté quelques pages plus loin, à propos des *Lagenostomales*.

---

(1) R. Chodat : Les Ptéridopsides des temps paléozoïques, étude critique (*Archives des Sc. ph. et nat.*, Genève, XXVI, n° 7, pp. 278-300, 395-416, 16 fig., 1908 — XXX, pp. 625-626, 1910).

(2) Sur les faisceaux pétiolaires des Cycadées voir : Le Goc, Observations on the centripetal and centrifugal xylems in the petiole of Cycads (*Ann. of Bot.*, XXVIII, pp. 185-193, pl. XI, january 1914).

(3) F. E. Weiss : The root-apex and young root of Lyginodendron (*Mém. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, LVII, n° 16, 1913).

(4) Cf. A. C. Seward : *Fossil plants,* III, p. 70.

Pour l'analyse du groupe complexe du *Sphenopteris Hœninghausi* et du *Diplotmema adiantoides* (= *Sph. elegans* auct.), dont les frondes se rapportent aux *Lyginopteridées* (*Lyginopteris* et *Heterangium*), nous renvoyons le lecteur au mémoire de M. Gothan sur la flore carbonifère de Haute-Silésie (1).

M. D. H. Scott (2) a résumé les connaissances acquises sur les *Heterangiums* du houiller d'Angleterre, créé plusieurs nouvelles espèces, établi la classification des espèces anglaises et la comparaison entre ces mêmes espèces avec celles d'Autun et d'Ostrau (Haute-Silésie).

Les trois espèces des *Lower Coal-Measures* de Grande-Bretagne (*Heterangium shorense, H. tiliæoides, H. Lomaxii*) ne diffèrent que par certains détails de structure ; l'auteur les place dans un sous-genre provisoire *Polyangium,* caractérisé par ce fait que la trace foliaire, à son départ de la stèle, a deux faisceaux distincts qui se divisent à travers l'écorce ou dans la base du pétiole, le nombre des faisceaux des bases foliaires étant de quatre ou huit ; la structure des pétioles est ainsi polydesmique ; les trois espèces en question ont d'autres caractères communs : délimitation nette des faisceaux périphériques de bois primaire, présence de larges rayons médullaires primaires entre ces faisceaux, développement relativement faible du bois centrifuge dans les faisceaux périmédullaires et dans les faisceaux des traces foliaires avec tendance marquée vers l'exarchie. D'après M. Scott, les quatres espèces que Renault a décrites du Stéphanien d'Autun (*H. punctatum, H. Renaulti, H. Duchartrei* et *H. bibractense*) se rattachent au sous-genre *Polyangium* ; il est d'ailleurs probable que les trois premières espèces d'Autun seront réduites à une seule espèce.

Un autre sous-genre, *Eu-Heterangium*, a pour type l'espèce du *Carbonifère inférieur* bien connue sous le nom de *H. Grievii* : la trace foliaire est simple et son unique faisceau demeure simple ou ne se divise qu'une fois à travers l'écorce, comme c'est le cas chez *H. minimum* sp. nov. des *Lower Coal-Measures* du Lancashire ; chez les *Eu-Heterangiums* les faisceaux périphériques de bois primaire sont moins nettement séparés que dans le type plus récent *Polyangium*. M. Kubart (1) de son côté a décrit cinq nouvelles espèces d'*Heterangiums* du *Carbonifère inférieur* d'Ostrau (Haute-Silésie). Quatre de ces espèces, étant donné la simplicité de leur trace foliaire jusqu'à son entrée dans la feuille, doivent se ranger dans le sous-genre *Eu-heterangium* : ce sont les *H. Sturii*, *H. alatum*, *H. polystichum*, *H. Schusteri* ; ce dernier, comme *H. minimum* du Lancashire, possède primitivement une trace foliaire simple qui se divise en deux faisceaux dans son trajet vers la base pétiolaire. Une espèce, décrite par M. Kubart, présente un très sérieux intérêt : c'est l'*Heterangium Andrei* qui réunit les caractères des deux sous-genres *Polyangium* et *Euheterangium* : la trace foliaire est simple à son départ de la stèle et se divise ensuite en quatre faisceaux dans la base pétiolaire ; de plus *Heterangium Andrei* montre des relations d'affinités avec les *Lyginopteris* ; sans doute les trachéides primaires sont éparses à travers la moelle jusqu'au centre, mais il y a des transitions entre ce « type mêlé » de moelle et le type *Lyginopteris* et M. Kubart a même signalé une forme de passage le *Lyginopteris heterangioides* ; et surtout les faisceaux périphériques de bois primaire sont peu nombreux et nettement distincts, comme chez les *Lyginopteris* et la trace foliaire est simple quand elle sort de la stèle et se divise en deux faisceaux comme dans le *Lyginopteris oldhamia*. Les découvertes de M. Kubart démontrent, comme le dit M. Scott, la connection étroite entre les *Lyginopteris* et les *Heterangiums*.

---

(1) W. Gothan : Die Oberschlesische Steinkohlenflora I, s. 40-69, 71-77 (*Abhandl. der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt*. N. F., Hft. 75, 1913).

(2) D. H. Scott : The Heterangiums of the British Coal-Measures. *Journal of the Linnean Society, Botany*, XLIV, pp. 59-105 ; pl. I-IV ; 1917.

Médullosées. — C. Grand'Eury (2) a apporté une importante contribution à l'étude des organes végétatifs et du mode de vie des *Nevroptéridées* (*Nevropteris*, *Odontopteris*, *Alethopteris*), mais il ne dissimule pas les difficultés qu'il a rencontrées et en partie surmontées (3). C'étaient des plantes sociales et palustres, qui se multipliaient végétativement par des stolons ; ceux-ci se fixaient par des crampons. Les *Nevropteris* westphaliens et les *Odontopteris* stéphaniens possédaient deux sortes de radicelles : les unes souterraines, disposées en séries régulières (*Pinnularia*), les autres aquatiques, irrégulières, flexueuses.

---

(1) Kubart : Über die Cycadofilicineen *Heterangium* und *Lyginodendron* aus dem Ostrauer Kohlenbecken. (*Oesterreichische Bot. Zeitschrift*, N° I, II, pp. 8-19; 1914).

(2) C. Grand'Eury : *Recherches géobotaniques*. I, 2, pp. 85-90, Ch. Béranger 1913.

(3) *Ibid.* p. 86.

Au point de vue œcologique l'étude des feuilles peut rendre de grands services au paléobotaniste. L'emploi de la méthode de Schulze a été appliquée aux feuilles des Médullosées par M. Gothan, Miss Wills. M. Gothan a examiné les épidermes du *Nevropteris ovata* et du *Nevropteris Scheuchzeri* (1). Dans le premier exemple choisi, l'épiderme de la face supérieure offre des cellules à membranes très ondulées, tandis que l'épiderme inférieur a des parois cellulaires presque rectilignes. A la face inférieure de ces *Nevropteris* on constate l'existence de stomates et de poils, dont la chute provoque la formation de déchirures arrondies, entourées de petites cellules ; ces cicatrices laissées par les poils tombés ont parfois été confondues avec des stomates ; tel serait le cas, entre autres, pour les stomates aquifères présumés du *Mariopteris muricata*, tels que M. Huth (2) les a décrits (3).

Les stomates d'*Alethopteris* possédent d'après Miss Wills (4) deux cellules stomatiques, surplombées par quelques cellules. Nous avons nettement constaté ce fait sur des feuilles semblables à celles que Renault a rapportées à l'*Alethopteris Grandini*. Quelques stomates sont conservés sur une coupe tangentielle d'une feuille dans un échantillon silicifié (5).

(A suivre.)

---

(1) W. Gothan : Ueber die Epidermen einiger Neuropteriden des Carbons (*Jahrb. d Königl. Preuss. Geol. Landesanstalt*, XXXV, II, 2. S. 373-381 ; Taf. 32. 1914).

(2) W. Huth : Ueber die Epidermis von *Mariopteris muricata* (*Palæobot. Zeitsch.* I, pp. 7-14, Taf. 1, 2. 1912).

(3) Voir à ce sujet : R. Potonié : Ueber Blattepidermen einiger fossilen Pteridospermen. (*Sitzungsber. Natf. Freunde*, X, pp. 453-461, 14 Textfig. 1913) — *Id.* Ueber die Diathermie einiger Carbon « Farne » (*Beihefte zum Botan. Centralbl.* XXXII, I, pp. 468-475, 1915).

(4) Lucy Wills : Plant cuticles from the Coal-Measures of Britain (*Geolog. Magazine*, N. S. Dec. VI, I, pp. 385-390, 1914).

(5) A. Carpentier in *Comptes Rendus*, t. CLXIII, p. 251, 1920.

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES
DU
VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(*suite*)

---

1. — Bruyère spongieuse à *Erica Tetralix*

Comme l'Aulnaie à Sphaignes, la bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* est, dans ce territoire, strictement localisée sur les hautes buttes tertiaires ; c'est à la base des sables de Fontainebleau, sur la zone des suintements d'eau pure, qu'elle est surtout développée (Tabl. XX, rel. 1, 2 et 4-10). Sur les plateaux meuliers, on observe aussi, dans les mares anciennes, des îlots ou des auréoles de Sphaignes dans lesquels l'*Erica Tetralix* abonde accompagnée d'une partie de ses associés (Tabl. XX, rel. 3) ; l'association s'intercale ici dans une série dont les stades initiaux sont aquatiques et les stades finaux méso-xérophiles, série qui sera analysée plus loin.

Comme l'Aulnaie à Sphaignes et pour les mêmes causes (drainage, enlèvement des Sphaignes), l'*Ericetum Tetralicis* des pentes est en voie de disparition et les individus purs sont rares. Le plus souvent, comme pour tous les groupements primitifs étudiés dans cette monographie d'ailleurs, on est en présence d'individus dégradés, fragmentaires ou mixtes.

En dehors des espèces citées dans le tableau XX, la bruyère spongieuse renferme plusieurs autres plantes rencontrées dans d'autres relevés de l'association ; deux sont à signaler particulièrement pour leur valeur caractéristique, *Myrica Gale* (bois de Vaux) et *Carum verticillatum* (Aincourt).

Parmi les plantes vasculaires observées encore ici et dont la valeur sociologique est indécise, je nommerai :

TABLEAU XX

BRUYERE SPONGIEUSE A *ERICA TETRALIX*

Les relevés 1-10 proviennent des localités vexinoises suivantes : 1, bois de Vaux ; 2, bois de la Chartre ; 3, mares du bois de Guerry, Cne de Lainville ; 4, bois des Garennes, Cne de Lainville ; 5, bois de la Bucaille, Cne d'Aincourt ; 6, la Feuge, près Arthies ; 7, bois du Tertre, près Maudétour ; 8, bois des Mares, près Villers-en-Arthies ; 9, le Ruel, Cne d'Haravillier ; 10, Chavençon. Les relevés 11 et 12 sont du pays de Bray (Cuy St Fiacre et forêt de Bray, près Mésangueville) ; le relevé 13, de la vallée de la Seine (Heurteauville).

	ESPÈCES	Vexin français										Pays de Bray		Vallée de la Seine
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	EXCLUSIVES													
	Coleochila anomala	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+
	Odontoschisma Sphagni	..	+	+	..	..	..	pa	..	..	..	..	..	+
	Sphagnum papillosum	r	..	..	..	..	..	+	..	..	..	+	..	..
	S. medium	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	+	+
	S. compactum	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..
	S. molluscum	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	+
	S. subsecundum	..	+	..	r	..	..	+	..	..	+	..	..	..
	Polytrichum strictum	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+
	Calliergon stramineum	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..
Chh	*Lycopodium inundatum*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	abt	..	..
H	**Rhynchospora alba**	..	..	..	rr	..	+	pa	..	rr	+	abt	+	..
H	*Drosera intermedia*	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..
H	*Scirpus cespitosus*	..	..	..	..	..	..	rr	..	..	..	r	+	..
	ELECTIVES													
	Lophozia inflata	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..
	Cincinnulus Sprengelii	+	..	+	+	+	..	+	..	..	..	..	+	+

	Sphagnum tenellum	..	..	..	pa	..	..	..	..	..	+	+	..	+
	S. subnitens	ta	+	+	abt	+	+	abt	abt	abt	+	+	+	+
	Aulacomnium palustre	rr	+	+	abt	+	..	pa	rr	r	+	+	+	+
H	**Carex pulicaris**	pa	r	..	..	r	+	..	..	pa	+	..	..	+
Grh	*C. canescens*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..
H	*Eriophorum vaginatum*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	+
H	*Juncus squarrosus*	..	..	..	rr	..	..	..	..	..	..	r	+	..
Chl (Ph	*Salix repens*	..	..	..	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H	**Drosera rotundifolia**	abt	rr	+	pa	r	+	abt	pa	r	+	abt	+	+
Chl	*Oxycoccos palustris*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	.	..
	PRÉFÉRANTES													
	Lepidozia setacea	..	..	+	+	..	..	..	..	..	..	..	..	+
	Cephalozia connivens	+	..	+	..	+	..	..	..	..	+	..	+	+
	Sphagnum cymbifolium	abt	+	+	cdt	+	+	cdt	ta	abt	+	+	+	+
	Campylium stellatum	r	..	..	r	.	..	..	r	+	..	..	..	+
H	**Carex echinata**	abt	..	+	..	..	+	rr	..	..	+	..	+	+
Grh	**Eriophorum angustifolium**	..	..	+	rr	pa	+	ta	..	..	..	pa	..	+
Grh	**Juncus silvaticus**	cdt	pa	+	..	..	..	pa	..	..	+	..	+	+
Gtb	*Orchis Traunsteineri*	r	..	..	..	..	..	..	..	..	..	.	..	..
Ph	**Salix aurita**	r	..	..	r	..	+	..	..	rr	+	r	.	..
H (Chh)	*Polygala serpyllacea*	rr	..	..	..	..	..	r	..	..	+	..	..	..
Chl (Ph)	**Erica Tetralix**	cdt	abt	ta	abt	pa	+	cdt	dt	abt	+	dt	+	+
	ACCESSOIRES PRINCIPALES													
	Cladonia rangiferina	..	..	+	..	+	..	..	..	..	..	..	+	..
	C. furcata	..	+	..	..	..	..	+	..	..	+	+	..	+
	Aneura multifida	r	..	..	+	+	..	..	..	..	+	.	+	..
	Sphagnum Gravetii	r	+	+	abt	+	+	+	..	..	+	+	+	+
	S. recurvum	..	..	+	..	+	..	..	ta	..	+	+	+	..
	Dicranum undulatum	..	..	..	pa	..	..	..	..	..	..	..	.	..
	Leucobryum glaucum	rr	..	..	r	+	..	rr	..	..	..	..	..	..

TABLEAU XX *(suite)*

	ESPÈCES	Vexin français										Pays de Bray		Vallée de la Seine
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	ACCESSOIRES PRINCIPALES													
	Polytrichum commune	..	..	..	..	+	+	r	..	..	..	..	+	..
	Stereodon cupressiformis	rr	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Grh	*Equisetum palustre*	r	..	..	r	..	..	..	..	rr	..	..	..	..
H	*Osmunda regalis*	..	..	..	r	rr	+	..	rr	r	..	..	+	..
Ph	*Juniperus communis*	..	pa	..	r	..	..	..	..	..	..	..	..	+
H	**Molinia cærulea**	abt	abt	+	ta	abt	+	abt	..	..	+	r	..	+
H	**Agrostis canina**	r	pa	+	..	pa	+	r	abt	dt	+	r	..	.
Grh	*Eriophorum latifolium*	pa	rr	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..
Grh	**Carex panicea**	r	r	..	..	pa	..	..	..	r	+	..	+	+
H	**Juncus supinus**	..	..	+	..	..	+	pa	..	pa	+	pa	..	+
H	*Luzula multiflora congesta*	rr	..	..	..	rr	+	..	..	..	..	..	..	..
Ph	**Betula pubescens**	rr	..	+	r	r	+	..	r	..	+	rr	+	+
H	**Potentilla Tormentilla**	r	pa	..	..	pa	+	r	..	abt	+	r	+	+
Chl (Ph	*Genista anglica*	..	r	..	rr	r	..	r	..	..	..	r	..	..
Ph	**Rhamnus Frangula**	r	r	..	pa	abt	+	pa	..	..	+	pa	..	+
H	*Hydrocotyle vulgaris*	..	..	+	..	..	+	..	..	..	+	..	..	+
Chl (Ph)	**Calluna vulgaris**	r	dt	+	r	dt	+	ta	pa	pa	+	abt	+	+
Chl (Ph)	*Vaccinium Myrtillus*	..	..	+	pa	..	+	..	pa	r	..	..	+	..
Grh	*Menyanthes trifoliata*	..	..	+	..	r	..	r	..	..	..	..	..	..
H	*Cirsium anglicum*	..	rr	..	..	..	..	pa	..	rr	..	..	..	..

H	*Polystichum spinulosum*	Ph	*Alnus glutinosa*
H	*Blechnum Spicant*	H	*Epilobium palustre*
H	*Carex Oederi*	H	*Pinguicula vulgaris*
Grh	*Epipactis palustris*	H	*Pedicularis silvatica*
Gtb	*Spiranthes estivalis*	H	*Scutellaria minor*

et parmi les Muscinées,

Sphagnum fimbriatum
Dicranum Bonjeani
Bryum ventricosum
Fissidens adiantoides
Philonotis fontana
Hypnum Schreberi

Enfin, dans l'*Ericetum Tetralicis* des mares siliceuses comblées par les Sphaignes, *Potamogeton polygonifolius. Utricularia minor, Carex rostrata, Heleocharis multicaulis* persistent parfois comme reliques des groupements qui ont précédé l'installation de la bruyère spongieuse.

La physionomie générale de l'association est déterminée par le tapis subcontinu et polychrome des Sphaignes et les peuplements d'Ericacées et de *Molinia ;* les aspects saisonniers sont peu tranchés et les tonalités d'ensemble assez éteintes.

Dans le spectre biologique, ce sont les Hémicryptophytes qui dominent quant au nombre des espèces, mais les sous-arbrisseaux toujours verts, xéromorphes, à rameaux dressés, intermédiaires entre les Chaméphytes proprement dites et les Phanérophytes basses (Nanophanérophytes de Raunkiær), l'emportent par le nombre des individus ; quant aux Thérophytes, elles manquent totalement.

Beaucoup d'espèces possèdent des mycorhizes (les Ericacées, les *Drosera, Lycopodium inundatum, Polygala serpyllacea*, etc.).

Parmi les plantes caractéristiques de l'association plusieurs ont des exigences très spéciales. Ainsi, *Lycopodium inundatum* et *Drosera intermedia* sont strictement localisés sur le sable tourbeux, nu, dépourvu de Sphaignes et ils entrent en régression lorsque ces dernières gagnent du terrain, végètant difficilement dans les coussinets que forment ces Muscinées. Au contraire, *Drosera rotundifolia*, avec son rhizome vertical, peut s'élever en même temps que s'accroissent les Sphaignes et maintient ainsi son niveau biologique.

L'*Erica Tetralix* se retrouve dans la lande à *Ulex nanus* ou elle forme des peuplements assez étendus mais, c'est dans les stations mouillées qu'elle trouve son optimum écologique et acquiert son meilleur développement.

La Molinie joue ici un rôle analogue à celui qu'elle remplissait dans la tourbière à Hypnacées ; sa valeur dynamique est essentiellement destructrice et, le drainage aidant, elle élimine peu à peu les espèces les mieux spécialisées de la bruyère spongieuse ; on observe ainsi souvent, sur les pentes, des Molinaies très étendues où quelque taches de Sphaignes et d'*Erica Tetralix* attestent l'existence de l'association détruite.

On pourrait parler d'une Molinaie « acide », homologue de la Molinaie « alcaline » analysée dans les associations de tourbières à Hypnacées et, comme elle, groupement consécutif, dégradé, dépourvu d'espèces spéciales.

La bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* est souvent en continuité avec des petits îlots de l'association à *Schœnus* établis dans la zone des marnes supra-gypseuses et l'on constate alors, à la marge des deux groupements un mélange de leurs éléments respectifs, *Ctenidium molluscum, Orchis conopea, Samolus Valerandi*, voisinant avec *Erica Tetralix, Drosera rotundifolia*, par exemple.

Les affinités floristiques qui relient le *Schœnetum* à l'*Ericetum Tetralicis* sont d'ailleurs manifestes comme le montre la comparaison des tableaux XX, VIII et des listes complémentaires ; la différence essentielle porte sur les Sphaignes et les Ericacées dont l'absence ou la présence est directement liée, toutes conditions climatiques égales, à la minéralisation et à l'acidité des eaux. Pour beaucoup d'autres espèces, la fidélité à l'un ou l'autre de ces groupements est seulement régionale ou locale ; c'est le cas pour *Carex pulicaris, Anagallis tenella, Polystichum Thelypteris*, par exemple.

Des termes intermédiaires entre le pré acide et la bruyère spongieuse s'observent aussi dans la zone des marnes vertes ; le relevé suivant en est un excellent exemple :

Pâturage déclive, très mouillé, entre Neuilly-en-Vexin et le Heaulme :

Aneura multifida, A. pinguis, Cincinnulus Sprengelii, Sphagnum laricinum, S. subnitens. S. cymbifolium, S. Gravetii, Aulacomnium palustre, Dicranum Bonjeani. Climacium dendroides, Acrocladium cuspidatum, Campylium stellatum, Triglochin palustre, Molinia cærulea, Agrostis vulgaris, Danthonia decumbens, Eriophorum angustifolium, Scirpus pauciflorus, Carex flava, C. Œderi, C. echinata, C. panicea, C. vulgaris, Juncus silvaticus, Luzula multiflora congesta, Drosera rotundifolia, Potentilla Tormentilla, Polygala serpyllacea, Hydrocotyle vulgaris, Erica Tetralix, Calluna vulgaris, Pedicularis silvatica, Betonica officinalis.

Ces prés tourbeux à Sphaignes représentent un groupement qui devient de plus en plus rare dans le Bassin de Paris, mais qui s'observe encore communément dans l'Ouest granitique et dans les Vosges, entre autres.

Sous la dépendance étroite du climat atlantique, la bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* se retrouve dans une grande partie de l'Europe occidentale, des Pyrénées jusqu'à la côte méridionale et sud-occidentale de la péninsule scandinave, de l'Irlande à l'Oder.

Dans le Bassin de Paris, cette association est répandue dans le Pays de Bray (Tabl. XX, rel. 11 et 12), la Sologne, le Perche, le Hurepoix, la Puisaye alors qu'elle s'appauvrit ou s'éteint dans le Gâtinais et dans la Brie.

Dans les grandes tourbières de la basse vallée de la Seine (Heurteauville, Marais-Vernier), la série progressive, très complète (des associations aquatiques à l'Aulnaie à Sphaignes) comprend un stade qui correspond exactement à la bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* (Tabl. XX, rel. **13**).

Cette association est commune dans les Iles britanniques; sous le nom de *wet heath subassociation* [223], les géobotanistes anglais ont décrit un groupement qui correspond bien à la bruyère spongieuse à *Erica Tetralix :* on y trouve, avec la plupart des espèces signalées au tableau XX, d'autres caractéristiques comme *Malaxis paludosa*, *Erica ciliaris, Viola palustris* et des plantes comme *Schœnus nigricans, Drosera longifolia* qui, dans le Bassin de Paris, sont cantonnées dans la tourbière à Hypnacées.

Les petites dépressions mouillées du *Callunetum vulgaris (heather moor)* renferment, d'après ces mêmes auteurs, un groupement affine à *l'Ericetum Tetralicis,* comme on peut le déduire de la liste suivante, provenant de la partie méridionale de la Chaîne Pennine [223, p. 279].

Sphagnum sp. pl., *Polytrichum commune, Hypnum* sp. pl., *Carex echinata, C. canescens, C. flava* agg., *C. vulgaris, C. panicea, Eriophorum vaginatum, E. angustifolium, Juncus sylvaticus, S. supinus, J. lamprocarpus, Orchis ericetorum, Narthecium ossifragum, Ranunculus Flammula, Drosera rotundifolia, Viola palustris, Calluna vulgaris, Erica Tetralix, Oxycoccos palustris, Andromeda polifolia, Pedicularis sylvatica, Pinguicula vulgaris, Cirsium palustre, Taraxacum palustre*

Les bruyères tourbeuses de la Campine belge décrites par J. Massart [**171**, pp. **210-212**], celles du Nord-Ouest de la grande plaine allemande analysées par P. Gräbner [**124**], sous le nom de

Tetralix-Heide représentent des types bien développés de l'association.

Au Danemark et dans la Suède méridionale [232], enfin, l'association (*Tetralix-Hedemos*) possède encore une bonne partie de ses caractéristiques ; voici, à titre de comparaison, d'après A. Mentz [172 bis], un relevé provenant du Danemark (Knude Mos, en Jutland).

Cephalozia catenulata, Odontoschisma Sphagni, Sphagnum cuspidatum, S. tenellum. S. medium, S. recurvum, S. papillosum, Aulacomnium palustre, Polytrichum commune, Stereodon cupressiformis, S. ericetorum, Hypnum Schreberi, Scirpus cespitosus, Rhynchospora alba, Eriophorum augustifolium, E. vaginatum, Betula pubescens, Salix repens, Myrica Gale, Empetrum nigrum, Drosera intermedia, D. rotundifolia, Oxycoccos palustris, Erica Tetralix, Calluna vulgaris, Andromeda polifolia.

* * *

La bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* peut se développer suivant trois procédés évolutifs :

1. Par colonisation d'argiles ou de sables nus, mouillés par une eau tellurique pauvre en sels solubles.

2. Par atterrissement organique au bord ou au milieu d'une cuvette remplie d'eau stagnante d'origine météorique.

3. Dans une tourbière à Hypnacées, lorsque la minéralisation des eaux s'abaisse assez pour permettre l'établissement des Sphaignes.

Je n'envisagerai ici que les deux premiers procédés, le troisième assez rarement réalisé dans le bassin de Paris [tourbières de Picardie, tourbières de la basse vallée de la Seine (Heurteauville! Marais Vernier !)] ne s'observant pas dans le Vexin français.

1. A la base mouillée des sables de Fontainebleau on peut constater, très rarement d'ailleurs et grâce à des accidents topographiques, le développement de l'*Ericetum Tetralicis* sur des sols dénudés ; c'est le cas en particulier pour les talus des poches d'effondrement.

Dans les effondis formés au niveau des sables et des marnes à huîtres, les talus réalisent les conditions favorables à l'établissement de la bruyère spongieuse.

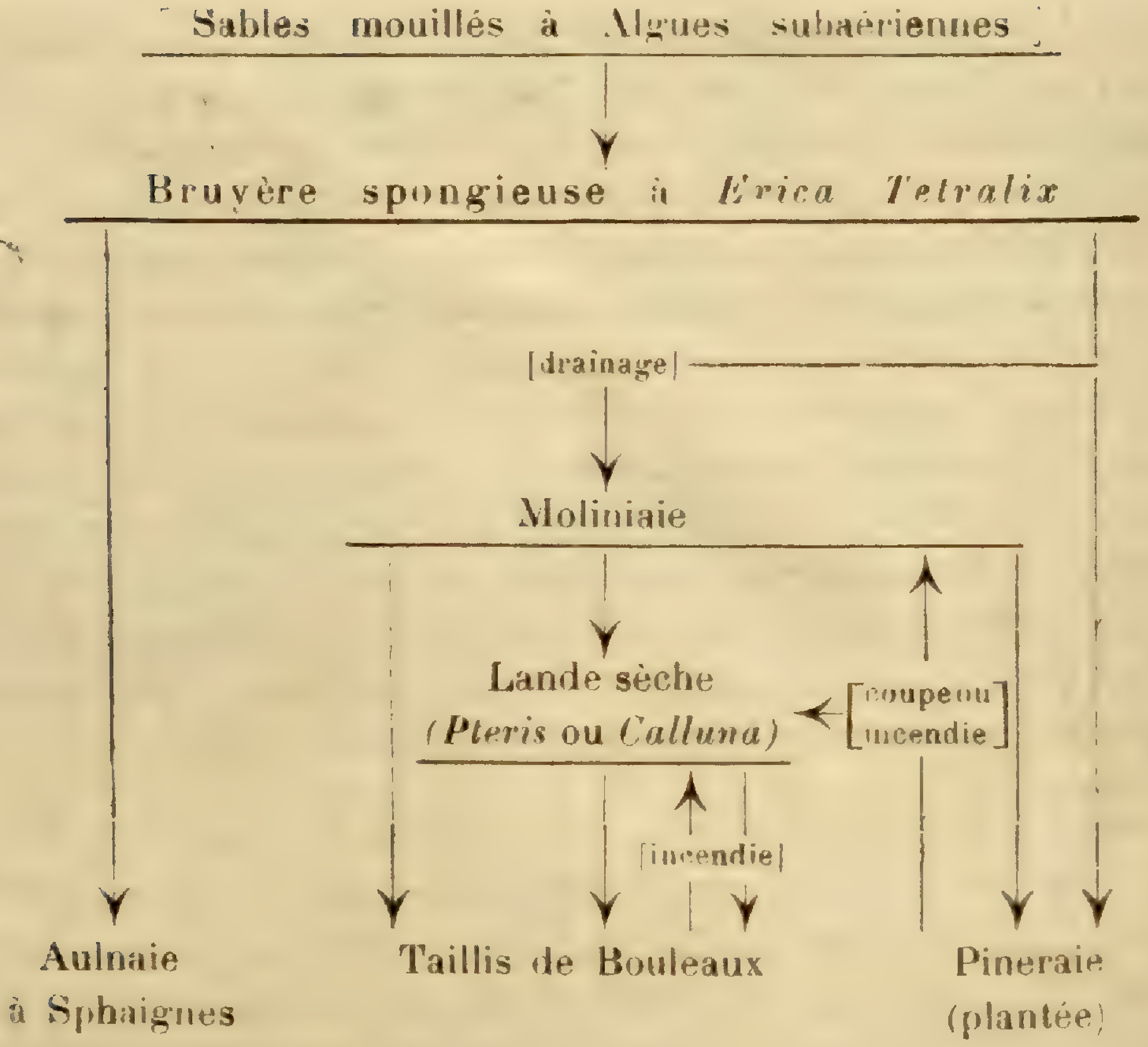
Ainsi, par exemple, dans une poche assez récente (15 ans environ) du bois de Vaux, j'ai noté une bruyère spongieuse en voie de développement : sur le sable argileux suintant, des coussinets de *Sphagnum subnitens* de *Philonotis fontana* et d'*Aulacomnium palustre* se sont installés ; plusieurs pieds d'*Erica Tetralix* accompagnés de très nombreuses plantules, quelques rosettes de *Drosera rotundifolia*, des individus épars de *Carex Œderi*, de *C. echinata* et de *Pedicularis silvatica*, deux jeunes *Salix aurita* sont établis entre les coussinets et les parties encore dépourvues de végétation supérieure sont recouvertes d'une pellicule formée de Myxophycées (*Glœocapsa montana*, *Glœothece rupestris*, *Cylindrospermum licheniforme*, *Scytonema* sp., *Plectonema* cf. *tenue*), de Conjuguées (*Zygogonium ericetorum*, *Mesotænium macrococcum*) et de Diatomées, population d'Algues subaériennes qui figure ici le groupement initial.

Dans des poches plus anciennes, l'*Ericetum Tetralicis* est représentée par des individus plus évolués et comparables à ceux du tableau XX ; les Sphaignes forment un tapis continu et après avoir joué un rôle édificateur vis-à-vis du groupement contribuent maintenant à sa stabilisation et à son maintien. On peut admettre que la plupart des bruyères développées à ce niveau se sont formées ainsi sur des talus suintants.

Lorsque des arbustes s'installent dès le début de la série, il se constitue un fragment de taillis tourbeux avec *Alnus glutinosa*, *Salix cinerea*, *Sphagnum squarrosum*, *Mnium punctatum*, *Pellia epiphylla*, etc...

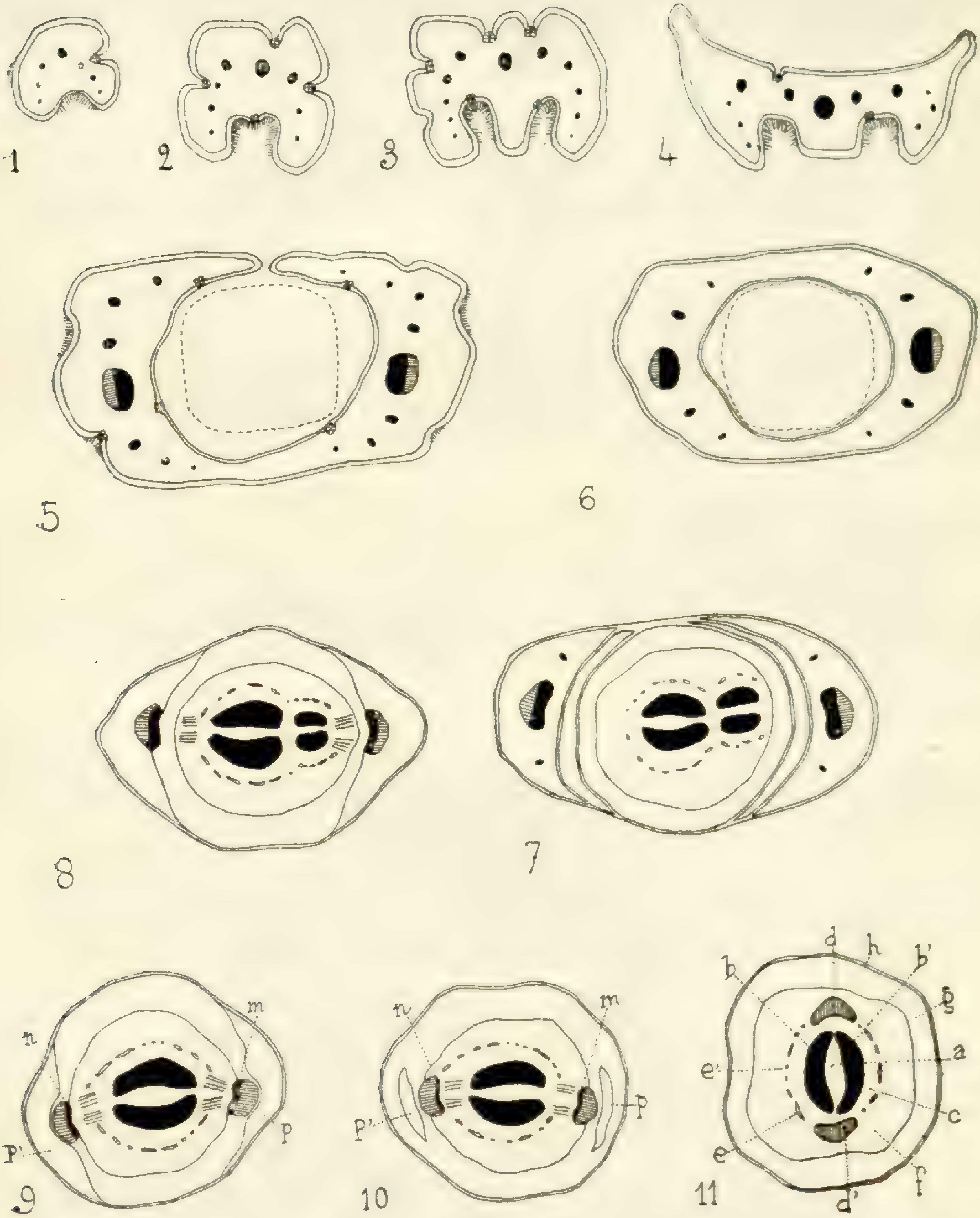
Les stades qui succèdent à l'*Ericetum Tetralicis* sont généralement provoqués ou accélérés par l'Homme. Le drainage est la principale cause destructrice qui amène rapidement la dégradation de la bruyère spongieuse ; le *Molinietum* s'installe alors, puis parfois la lande à *Pteris* ou à *Calluna* ou bien un taillis de Bouleaux. Ce groupement s'observe surtout après les incendies. Les peuplements de résineux représentent souvent le stade final artificiel, dont la destruction ramène la lande sèche.

Le schéma ci-après résume les principales modalités de cette série :


Sables mouillés à Algues subaériennes
Bruyère spongieuse à *Erica Tetralix*
[drainage]
Moliniaie
Lande sèche
(*Pteris* ou *Calluna*)
[coupe ou incendie]
[incendie]
Aulnaie à Sphaignes
Taillis de Bouleaux
Pineraie (plantée)

(A suivre)

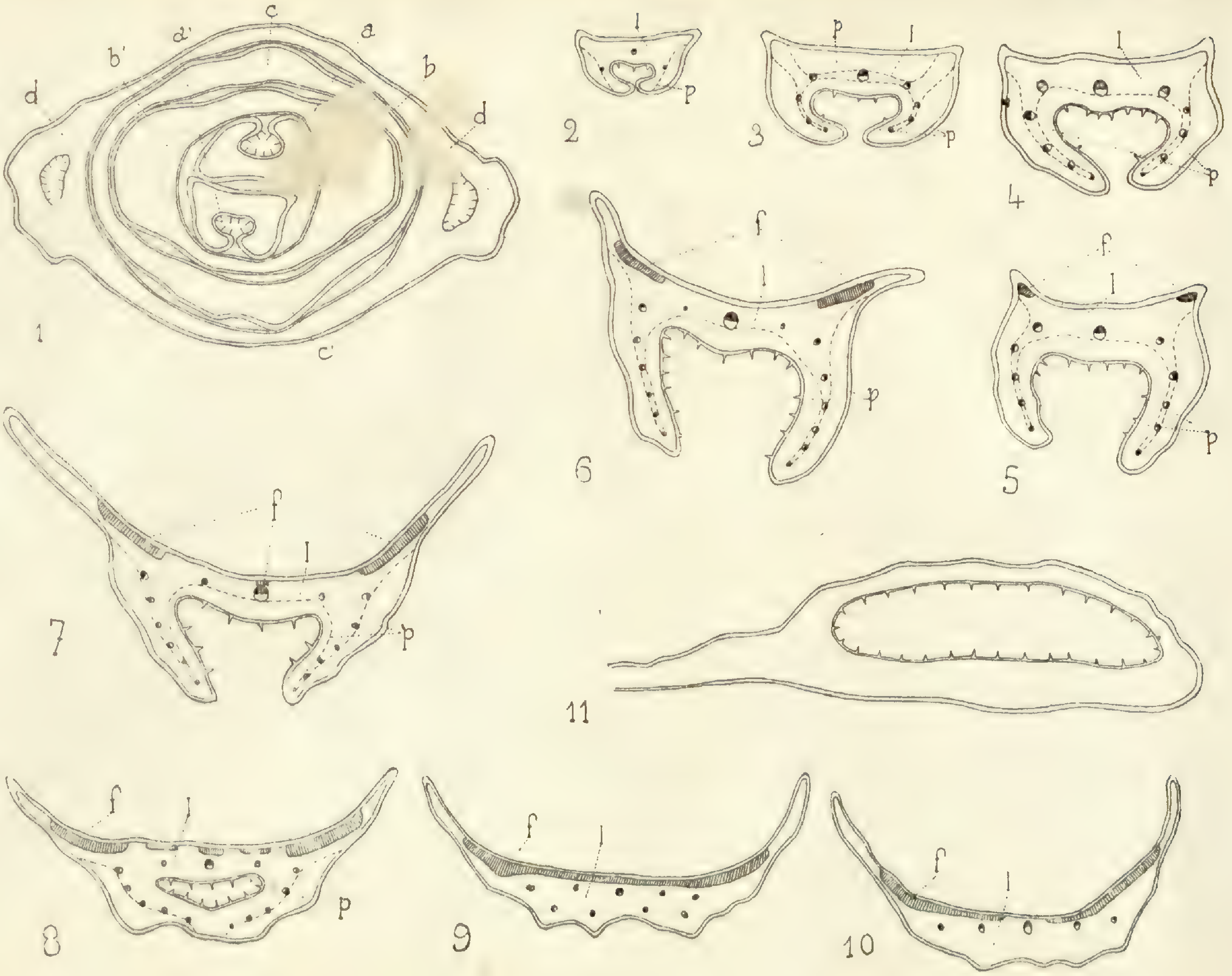
Nemours.— Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon


1
2
3
4
5
6
8
7
n
m
p'
p
9
n
m
p'
p
10
d
h
b
b'
g
a
e'
c
e
f
d'
11

E. Surgis, dessin.

Niederleinia juniperoides.

Brun et Cie, grav.


c
a
b'
a'
b
d
d
1
c'
l
2
p
p
l
3
p
l
4
p
f
l
6
p
f
l
5
p
f
l
7
p
11
f
l
p
8
f
l
9
f
l
10

E. Subois, dessin.

Anthobryum triandrum.

Brux et Cie, grav.

SUR LE MECANISME DU REDRESSEMENT GÉOTROPIQUE DE LA TIGE DES ARBRES

par M. Paul JACCARD

(Suite)

Croissance excentrique de tiges et de branches de feuillus courbées expérimentalement

Des frênes, des hêtres, des chênes et des tilleuls (*Fraxinus, Fagus, Quercus, Tilia*) de 10 à 15 ans, ployés vers le sol pendant 2 à 4 ans au moyen d'un tendeur fixé à peu près à mi-hauteur de la tige, épaisse de 1 à 3 cm., se redressent géotropiquement au-dessus du point d'attache. L'examen des sections transversales montre que, d'une façon générale, le côté supérieur A, tant dans la portion concave de la courbure géotropique que dans la portion convexe située au-dessous, s'épaissit davantage que le côté opposé B. Vers le bas de la tige cependant, le diamètre le plus fort se trouve dans le plan de courbure sur le côté B concave et comprimé. A. Engler loc. cit. pp. 58 à 72) attribue cette dernière réaction à la compression longitudinale ; par contre, la majoration observée plus haut, tant sur le côté convexe que dans la concavité de la courbure du côté A, serait due à l'excitation géotropique, cette majoration cessant, dit-il (p. 71), dès que le sommet de la tige ployée a terminé son redressement. Cette dernière remarque, si elle était rigoureusement exacte, ne manquerait pas de poids. L'examen des tableaux 26 à 33 ne nous permet pas d'être à cet égard aussi affirmatif.

Relevons ceux qui concernent le tilleul n° 6 courbé pendant 4 ans vers le Nord. (Tableau 32, loc. cit., page 68).

Accroissement du diamètre N. S. avant et après la courbure

Hauteur au-dessus du sol	0m00	0,3	0,7	1,70*	2,10	2,50	3,00	3,20
I Accroissement *moyen* du diamètre N. S. *avant* :	0m33	0,32	0,24	0,30	0,26	0,43	0,40	0,25
II Accroissement *moyen* du diamètre N. S. *après* : (De 1901 à 1904)	0m51	0,44	0,54	0,51	0,54	0,35	0,44	0,40
Différence II — I pour diamètre N. S. :	0m21	0,12	0,30	0,21	0,28	— 0,8	0,04	0,15
Différence II — I pour diamètre O. E. :	0m29	0,04	— 0,01	— 0,07	0,13	— 0,01	0,00	0,17

(*) Point d'attache du tendeur à 1 m. 90 du sol.

D'une façon générale, on constate en effet que l'accroissement moyen du diamètre NS est plus fort après la courbure qu'avant ; mais les différences qu'on observe à cet égard sont très inégales ; l'écart entre I et II est même négatif à 2 m. 50 du sol et presque nul à 3 m. c'est-à-dire dans la portion moyenne et plus ou moins dressée de la courbure.

Quant au diamètre transversal OE perpendiculaire au plan de flexion, son accroissement moyen après la courbure est plus fort qu'avant au niveau du sol (0 m. 0), à 2 m. 10 et vers le sommet de la tige à 3 m. 20 ; aux autres niveaux, il est égal ou plus faible après qu'avant. Pour comprendre ces inégalités, il faudrait connaître exactement la position et la grosseur des rameaux insérés sur la tige, et dans quelle mesure ils influent sur son épaississement et font varier la position du centre de gravité de chacune de ses parties. La tige ayant été ployée en 1901, si nous comparons l'écart entre l'accroissement des deux rayons N et S (plan de flexion) en 1903, au moment où le redressement géotropique était achevé en 1904, nous obtenons les chiffres suivants :

Hauteur au-dessus du sol :	0m0	0,3	0,7	1,70	2,10	2,5	3	3,20
Ecart des rayons N et S. en 1903 (N. moins S.) :	**0m0**	0,15	0,40	0,50	0,40	**0 0**	0,30	0,30
Ecart des rayons N. et S. en 1904 (N. moins S.) :	— **0m20**	0,40	0 60	0,55	0,60	0,05	0 20	**0,0**

Comme on le voit, même après le redressement géotropique, l'influence de la flexion se fait encore sentir, mais autrement qu'avant : on observe une *inversion d'excentricité* à la base de la tige, puis une croissance concentrique à 3 m. 20 succédant à une excentricité encore accusée en 1903 ; enfin le rayon N qui était égal à S à 2 m. 50 en 1903, le dépasse de nouveau faiblement en 1904.

* * *

Voyons maintenant la marche de l'épaississement chez un autre tilleul, (Linde n° 7, loc. cit., p. 70) plante de 3 m. 50 de longueur maintenue ployée pendant 2 ans dans la direction du Nord par un tendeur fixé sur la tige à 1 m. 90 du sol. L'accroissement moyen du diamètre SN mesuré dans le plan de courbure est, pendant la courbure de la tige, soit de 1901 à 1902, deux à trois plus fort qu'avant tandis que pour le diamètre transversal EO, l'augmentation n'est que 1/2 à 1/4.

Toutefois cette majoration d'accroissement se manifeste d'une façon beaucoup plus marquée au cours de la seconde année qu'au debut de l'expérience, pendant la première année. Si la croissance était accélérée par la courbure de la tige, elle devrait, semble-t-il, l'être davantage au début de l'expérience que plus tard lorsque la tige est déjà en partie redressée ; elle devrait, semble-t-il aussi, n'intéresser que le diamètre SN.

En comparant l'écart de croissance des rayons Sud et Nord, en 1901, et en 1902, soit pendant la première et la seconde année de l'expérience, on obtient les chiffres suivants :

Sections à :	0m0	0,20	0,40	0,95	1,40	1,85	Point d'attache a 1m88
Ecart des rayons S. et N. en 1901 :	0m05	0,05	0,10	0,05	0 05	— 0,15	
Ecart des rayons S. et N. en 1902 :	0m05	0,55	0,30	1,00	0,70	1,00	

Ces chiffres nous montrent que la croissance excentrique ne s'est guère manifestée que la seconde année en même temps que l'accélération de croissance ; celle-ci doit donc avoir été provoquée non par le ploiement de la tige, mais par des conditions générales d'alimentation plus favorables. Les différences qu'on observe sur les sections successives, quant au degré de l'excentricité en 1902, s'expliquent très bien, comme je l'ai montré ailleurs, par le brusque changement d'épaisseur de la tige au-dessous et au-dessus de l'insertion. L'inégale résistance à la flexion qui en résulte détermine des variations locales d'intensité des tensions-compressions, qui se traduisent par des variations corrélatives de la croissance en épaisseur.

Attribuer ces inégalités à l'excitation géotropique dont l'action accélératrice sur le cambium varierait d'intensité suivant l'inclinaison de l'organe en voie de redressement (ou empêché de se redresser) par rapport à la verticale, et cela *indépendamment des tensions-compressions dues à ce redressement* (1), revient à admettre qu'en chaque portion d'une tige déviée de sa position normale, se fait un appel de sève organique déterminé par le sommet en voie d'allongement fonctionnant comme organe de perception géotropique.

D'autre part, si l'on admet qu'une tige courbée s'accroît davantage que la même tige dressée, *toutes autres conditions restant égales*, cela suppose que l'excitation géotropique puisse augmenter la production ligneuse indépendamment des facteurs climatiques et édaphiques agissant sur l'assimilation ! Ce sont là des conclusions qui demanderaient à être appuyées par de plus nombreuses expériences.

Pour en juger, relevons encore quelques chiffres concernant un frêne (Fraxinus n° 2 maintenu ployé vers le Sud pendant trois ans à partir de 1901). La tige, courbée par un tendeur fixé à 2 m. 18 du sol, avait 3 m. 90 de longueur en 1901 et 6 m. 50 à la fin de l'expérience.

Comparons l'accroissement moyen du diamètre NS, avant et après la courbure de la tige, pour les sections à différents niveaux.

---

(1) Engler remarque, il est vrai, à diverses reprises, que l'excitation mécanique (Druckreiz) peut s'ajouter à l'excitation géotropique (Schwerereiz) pour accentuer la croissance en épaisseur, mais que cette majoration dépend souvent de l'excitation géotropique seulement.

Sections à	$0^{m}0$	0,30	0,60	1,00	1,50 et	2,10 du sol	Point d'attache à $2^{m}88$
L'écart entre 1902 et 1901 soit 1902 – 1901 est en cm. :	$0^{m}05$	0,02	— 0,02	— 0,04	— 0,06	0,02	

Les écarts correspondants, concernant l'accroissement moyen du diamètre transversal (c'est-à-dire perpendiculaire au plan de courbure) sont à tous les niveaux plus accentués que pour le diamètre vertical. L'accroissement moyen pendant la troisième année de l'expérience est, il est vrai, moindre que pendant les deux premières, mais chez un chêne (Quercus n° 2) traité de la même manière, cet accroissement est presque partout égal ou faiblement supérieur à celui des deux années précédentes et cela sur les deux diamètres vertical et horizontal. Chez cette même plante, l'accroissement *moyen* du diamètre vertical, avant et après la courbure, présente, exprimées en cm, les variations suivantes dans les sections successives de la tige, en allant de bas en haut :

$0^{m}43$ 0,05 — 0,07 — 0,03 0,03 0,03 0,02 0,00 — 0,13

c'est-à-dire que les écarts, sauf à la base et au sommet, sont très faibles et tantôt positifs, tantôt négatifs. On ne saurait donc dire que la croissance ait été accélérée par la courbure de la tige.

Dans deux hêtres de 11 ans (Fagus n° 1 et n° 2, loc. cit., p. 60) ployés au même moment l'un vers le Nord l'autre vers le Sud, l'accroissement moyen du diamètre NS (plan de courbure) est, il est vrai, notablement plus fort après la courbure qu'avant, mais, tandis que pour le n° 1 la croissance NS est plus faible pendant la troisième année que pendant les deux premières après la courbure, chez le n° 2 elle est, durant la troisième année, égale ou plus forte que pendant les deux précédentes.

La tige du hêtre n° 2 était moins longue et plus mince que celle du n° 1 ; les différences observées dans la rapidité de croissance proviennent, selon toute probabilité, de la vigueur inégale des deux individus comparés.

Tous ceux qui ont conduit de semblables expériences savent combien il est nécessaire de compter avec de telles différences individuelles : c'est pourquoi la conclusion d'Engler concernant l'accélération générale de la croissance provoquée par la courbure de la tige me paraît insuffisamment appuyée. Je serais heureux, pour ma part, de voir cette importante question soumise à un nouvel examen. Pour la résoudre sans appel, il faudrait comparer, non seulement la rapidité de croissance dans un individu donné avant et après la courbure, mais la marche de l'épaississement dans de nombreux individus, de diverses espèces aussi semblables que possible et croissant côte à côte dans les mêmes conditions, les uns étant courbés et les autres ne l'étant pas.

Expériences concernant la croissance excentrique de branches de tilleuls.

Pour ces recherches A. Engler utilise deux forts tilleuls d'une quinzaine d'années (1) dont il recourbe trois branches : l'une *a* en la chargeant d'un fort poids fixé à 65 cm. de la tige, l'autre *b* en la maintenant courbée vers le sol au moyen d'un tendeur ; une troisième *c* en l'attachant à la partie supérieure de la tige, ce qui la recourbe vers le haut et rend son côté supérieur concave.

La branche *a* hypoxyle jusqu'à 20 cm. de la tige, s'épaissit ensuite le plus rapidement dans le sens du diamètre horizontal, sous l'influence de la surchage qui la tendait fortement vers le bas, elle devint donc amphixyle. La branche *b* redressée géotropiquement à partir de son point d'attache, à 76 cm. de la tige, montre à sa base une hypoxylie moins prononcée et moins étendue que *a*, mais présente à part cela une épixylie accentuée.

Quant à la branche *c*, sa croissance s'est ralentie sur le côté supérieur pendant les trois premières années, tandis qu'elle s'est poursuivie normalement sur les flancs et sur le côté supérieur ; les deux années suivantes, la croissance s'égalisa dans tous les sens et la branche devint concentrique. Les mêmes remarques s'appliquent à une seconde branche recourbée de la même manière. Engler en conclut *que l'épixylie du tilleul est bien due à l'excitation géotropique* puisqu'elle cesse de se manifester chez des rameaux redressés artificiellement (loc. cit., p. 76). Une si grosse conclusion demanderait à être appuyée sur des expériences plus nombreuses, d'autant plus que les faits observés peuvent s'expliquer d'une autre manière.

---

(1) loc. cit., p. 75 à 77

Par la courbure qui lui est imposée, la branche *c* se rapproche il est vrai de la verticale, échappant ainsi, selon Engler, plus ou moins à l'excitation géotropique ; mais en même temps elle se trouve soumise à des tensions-compressions bien différentes de celles qui agissent sur elle dans sa position normale. Dans sa plus grande longueur, son côté supérieur devenu concave, au lieu d'être soumis à l'action antagoniste de son propre poids se trouve plus ou moins fortement comprimé. Son côté inférieur convexe par contre, au lieu d'être comprimé-tendu comme dans les branches qui s'allongent *librement* dans leur position d'équilibre, se trouve artificiellement tendu. L'une de ces deux influences, entravant la croissance dans la mesure où l'autre tend à l'accélérer, leur action se neutralise finalement, ce qui conduit à un épaississement symétrique et égal tout autour de l'axe.

Quant à l'hypotrophie observée à la base des branches dans le voisinage de leur insertion sur la tige, Engler l'attribue à la compression longitudinale. « *Die sog. Hypotrophie der Laubholzäste ist also wie jene der Nadelholzäste durch Druckspannungen verursacht, ... ist als eine Wirkung des Druckreizes auszusehen* » (loc. cit., p. 76)

J'ai indiqué ailleurs (1) les raisons pour lesquelles j'attribue l'hypotrophie générale qu'on observe à la base des branches, de même que l'épitrophie de la base des racines des arbres principalement à l'action morphogénique de la circulation de l'eau et de la sève organique (2).

---

(1) *Revue gén. de Botanique* T. XXVII, pp. 25, 28, 1915.

(2) Chez les Conifères, plus sensibles que les feuillus à la compression longitudinale, et ayant une circulation d'eau moins active, les deux actions, mécanique et physiologique, agissant dans le même sens, peuvent ajouter leurs effets. L'influence de la compression longitudinale ressort avec évidence par exemple chez certaines grosses branches de *Pinus Cembra* relevées géotropiquement à une faible distance de leur base, et dont la portion horizontale courte acquiert l'épaisseur du tronc, le côté inférieur étant jusqu'à 20 ou 30 fois plus large que le côté supérieur.

Quant aux feuillus, puisqu'à une faible distance de la tige, la croissance hypoxyle de leurs branches est de moins en moins marquée, faut-il admettre que l'excitant présumé (Druckreiz) qui la provoque diminue l'intensité jusqu'au point où l'excitation géotropique l'emporte sur lui et détermine l'épixylie ? Cela reviendrait à dire que, quelle que soit l'épaisseur de la branche, l'intensité de la force fléchissante résultant de son propre poids diminue, ou, autrement dit, que la résistance à la flexion de la branche augmente avec la distance à la tige. Cette

Indépendamment de l'hypoxylie habituelle de la base des branches que nous attribuons à l'action morphogénique de la circulation de l'eau, il n'est pas rare de rencontrer des branches de conifères qui, soit sur un point soit sur un autre, sont nettement épixyles, ainsi que des branches de feuillus où le côté inférieur dépasse en épaisseur le côté supérieur. Ces inversions sont fréquentes dans les courbures locales à courts rayons par exemple.

A. *Ursprung*, dans ses nombreuses mesures concernant la croissance excentrique, indique pour 92 sections tranversales de branches de *Quercus* 40 hypoxyles et 27 épixyles ; sur 168 sections de branches de *Fagus*, 40 hypoxyles et 88 épixyles. Chez *Pinus*, sur 159 sections, 123 Hypoxyles et 28 épixyles (1).

Dans des courbures locales intéressant des racines de *Picea*, ce même auteur remarque que dans 148 cas, le plus grand rayon se trouve du côté convexe. Sur 156 courbures locales chez des racines de *Fagus*, 155 présentaient leur plus grande épaisseur sur le côté concave. Chez les racines soustraites à l'influence fléchissante de la pesanteur, la concordance entre la direction du rayon de plus rapide croissance et la verticale, est beaucoup moins fréquente que chez les branches. En outre, la direction du plus grand rayon change souvent très brusquement ; il n'est pas rare que dans deux sections transversales éloignées l'une de l'autre de 10 cm. le plus grand rayon soit orienté dans deux sens opposés, ce qui montre la grande sensibilité de l'assise génératrice vis-à-vis des facteurs qui provoquent la croissance excentrique.

(A suivre.)

---

conclusion serait en contradiction avec le principe fondamental des finalistes considérant les branches ainsi que les tiges comme des solides d'égale résistance construits avec le minimum de matériel. Ajoutons que chez les branches des Conifères le bois rouge ou bois de compression, manque précisément au voisinage de l'insertion jusqu'à 2 à 3 cm. de la tige.

(1) Exzentrisches Dickenwachstum von Stämmen und Asten. *Beihefte zum Botan. Centralblatt.* XIX, 1905.

Ueber das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmgen. *Ebenda.* XXIX 1912.

GEOTROPISME ET SENSIBILITÉ

par M. H. RICÔME

Suite)

Le nœud des Graminées. — Le nœud des Graminées est un renflement basilaire de la gaîne foliaire, renflement situé nettement au-dessus de l'insertion de la feuille et par conséquent indépendant de la tige qui, à ce niveau, se rétrécit souvent en tronc de cône renversé.

On sait que le Blé couché par le vent redresse son épi, fort lourd, par incurvation de un ou plusieurs nœuds. Il en est de même pour le *Setaria viridis* que nous avons particulièrement étudié. Dans ces incurvations, l'allongement des divers côtés du renflement foliaire est très inégal. La tige se coude à ce niveau ; le coude est très court, très brusque, même lorsque les deux branches forment un angle droit. La tige pleine là, se dilate au point d'acquérir un diamètre double. La tige n'est pas passive. On peut en juger par le cas du *Poa annua* Là, la courbure loin d'être localisée aux nœuds se produit sur toute la longueur de la tige, même lorsque l'inflorescence est développée. Les choses s'y passent comme dans la Fève par exemple. La réaction n'offre pas ici la particularité qui caractérise la généralité des Graminées.

Il n'y a pas localisation de la sensibilité aux nœuds dans cette famille de plantes. Il y a seulement localisation aux nœuds de la manifestation de la réaction. La tige des Graminées réagit à la pesanteur comme les autres tiges dans toutes les régions susceptibles d'allongement, mais la silicification de l'épiderme localise le plus souvent l'incurvation à la base des entrenœuds seuls déformables. La tige serait incapable de se soulever seule, l'épi étant très grêle là, elle est aidée par le renflement foliaire.

Les nœuds se déforment aisément. Sur le clinostat ils reprennent leur croissance et s'allongent quelque peu. Dans la nature, ils obéissent aux agents extérieurs au point de se courber dans les directions les plus variées. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer les individus de *Setaria viridis* ou d'autres Graminées telles que Cynodon dactylon qui ont poussé côte à côte dans des conditions peu différentes. Les pieds développés à l'ombre relative des hautes herbes voisines (empêchant l'échauffement du sol) ont tous leurs rameaux dressés par incurvation de un ou de plusieurs nœuds ; le *Setaria* est très rameux et porte une quarantaine d'épis. Au contraire les pieds exposés au soleil sur la terre nue et échauffée sont littéralement aplatis sur le sol : tiges et épis sont horizontaux. L'un des nœuds basilaires est coudé de façon à rendre le chaume horizontal ; les nœuds plus jeunes sont parfois coudés sans qu'il en résulte un changement dans la position horizontale de la pousse. Les rameaux sont horizontaux même lorsqu'ils n'appuient pas sur le sol. On trouve des individus présentant des dispositifs variés. Le géotropisme nodal est donc masqué ou changé par l'échauffement de la face inférieure, ce qui n'a rien de surprenant, puisque le géotropisme se ramène, comme nous le verrons, à une simple question de turgescence relative des tissus.

Ce qui donne aux Graminées une allure particulière, c'est d'abord la localisation de la possibilité d'allongement à la base des entrenœuds caulinaires, seule portion peu silicifiée et capable d'accroissement dans des circonstances diverses. C'est aussi la forme du renflement foliaire qui correspond au renflement moteur des Légumineuses, mais qui ici est moteur de la tige en même temps que de la feuille à cause de sa forme engaînante. Ce renflement fonctionne d'ailleurs autrement que celui des Légumineuses puisqu'il n'agit que par élongation.

Torsion géotropique. — Lorsque l'incurvation est empêchée par un obstacle mécanique extérieur, il se produit une torsion. Il est possible de le constater en inclinant une tige de Fève et en la fixant avec deux épingles sur un support horizontal. La portion comprise entre les deux points de fixation se tord. Il y a un point de rebroussement parce que l'organe est fixé aux deux bouts. En outre se produit une inflexion en S irrégulière, due à l'allongement général de l'organe.

La torsion est des plus nettes. Elle atteint en quelques heures 180° et dépasse cet angle. Elle se produit sur une longueur de plusieurs entrenœuds et aussi sur une portion d'entrenœud qui n'a pas 10 cm. de long. Dans ce dernier cas, elle est même beaucoup plus frappante : très visible parce que le pas de l'hélice est surbaissé, elle étonne par son intensité.

Cette réaction se produit dans l'air et dans l'eau, à la lumière et à l'obscurité, avec une tige intacte ou une tige détachée du pied-mère. C'est un phénomène géotropique d'inégal allongement, mais cette inégalité cause une déviation de l'organe parce qu'il est immobilisé en deux points : la position relative des divers côtés se modifie progressivement au cours de l'expérience, en sorte que la face tournée vers le bas change sans cesse. De là la torsion.

Si on libère la tige, la croissance en se continuant tend à corriger la torsion, sans d'ailleurs y réussir complètement pour peu que l'expérience ait eu une certaine durée.

La torsion géotropique explique peut-être l'enroulement de la région basilaire libre des vrilles. On admet que l'irritabilité au contact de la région fixatrice se transmet de proche en proche de façon à déterminer l'enroulement de la portion basilaire. Là aussi il se produit nécessairement un ou plusieurs points de rebroussement. L'ensemble des données que nous exposons dans le présent article permet de douter de la transmission d'une sensation à distance. Il s'agit ici probablement d'une action directe de la pesanteur (aidée peut-être par la lumière) sur la vrille.

Cette torsion géotropique de la Fève doit être distinguée de la torsion basilaire qui se produit fréquemment dans les expériences de géotropisme lorsque la tige mise horizontalement n'est pas rectiligne. La portion incurvable se redresse et constitue un poids-mort qui dans ce cas exerce un effet mécanique de torsion sur la portion basilaire.

Réaction des deux moitiés de la tige. — Quand on fend une tige en long, les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre en s'infléchissant vers l'extérieur. La différence de tension des tissus est telle que les internes gênés dans leur allongement par les externes prennent subitement la longueur correspondant à leur état osmotique.

En étudiant le géotropisme, nous avons été amené à constater que le même fait se produit dans une tige incurvée géotropiquement dès qu'on la fend. La moitié supérieure accentue brusquement son inflexion vers le haut. La moitié inférieure s'incurve en sens inverse, vers le bas par conséquent, à tel point qu'on dirait l'incurvation géotropique de l'organe intact due à l'activité de la moitié supérieure seule. En réalité il faut interprêter autrement les faits.

L'inflexion vers l'extérieur est due à une différence de turgescence d'origine osmotique. Cet excès de turgescence d'un tissu sur l'autre constitue une force que nous appellerons *force de tension*. La croissance en ligne droite résulte de l'égalité des forces de tension autour de l'axe de la tige. Dans un organe incliné on peut ramener ces forces à deux, l'une sollicitant la moitié supérieure, l'autre la moitié inférieure. Lorsque ces deux forces sont inégales, la croissance a lieu sous forme d'incurvation.

Ces forces de tension sont modifiées par la pesanteur, comme on le vérifie en plaçant horizontalement une tige après l'avoir fendue longitudinalement. La demi-tige inférieure réagit géotropiquement, mais le géotropisme ne triomphe que difficilement de l'excès de croissance du côté supérieur. La courbure géotropique vers le haut est lente et peu accentuée.

Elle ne se produit pas toujours. L'extrémité libre de la tige par son poids gêne la manifestation du géotropisme. L'organe obéit à la fois à trois ordres de conditions : le poids à supporter, effet de la pesanteur ; l'excès de croissance du côté inférieur, autre effet de la pesanteur ; l'excès de croissance du côté supérieur, mode de croissance autonome de la tige. La direction prise est la résultante de ces actions combinées : l'organe s'oriente parfois obliquement vers le bas et se comporte comme s'il était doué de diagéotropisme. Ces faits se produisent dans l'air et dans l'eau, aussi bien avec la tige creuse de la Fève qu'avec la tige pleine de la Belladone.

L'incurvation de la demi-tige supérieure est par contre extrêmement rapide et nette, l'effet de l'osmose se superposant à celui de la pesanteur pour déterminer une courbure vers le haut.

Réaction des deux moitiés de la racine. — La répartition de la tension est inverse de celle de la tige. Aussi les moitiés d'une racine fendue s'infléchissent-elles, non vers l'extérieur, mais vers l'intérieur. Si l'action de la pesanteur est la même que dans la tige, on doit constater dans la moitié inférieure les mêmes faits que dans la moitié supérieure de la tige, et dans la supérieure, les mêmes faits que dans l'inférieure de la tige. C'est en effet ce que nous avons observé

La demi-racine inférieure grâce à l'accord entre l'osmose et la pesanteur s'incurve rapidement et énergiquement vers le haut. En quelques heures l'extrémité se trouve couchée sur la face supérieure de la portion intacte de l'organe. Au contraire la réaction de la moitié supérieure est lente et faible ; l'osmose et la pesanteur se trouvent en conflit. Cette moitié finit par s'incurver vers le bas. La différence entre les deux moitiés est frappante. On peut la mettre en évidence d'une autre façon : il suffit de laisser en place les deux moitiés de la racine après l'avoir fendue en long. Les moitiés se gênent mutuellement. L'inférieure se relève beaucoup plus énergiquement que l'autre ne s'abaisse et vient butter contre elle, étant plus incurvée ; elle prend une inflexion en S.

Manifestement la racine réagit de la même façon que la tige à la pesanteur et dans le même sens. En tenant compte de l'osmose, il n'est pas possible de n'être pas frappé de la similitude des réactions de la moitié supérieure de la tige et de l'inférieure de la racine, ainsi que de celle de la moitié inférieure de la tige et de la supérieure de la racine. D'autre part, la différence entre les deux moitiés du même organe n'est pas moins saisissante. Si les faits constatés étaient dus à un simple changement dans la répartition des molécules dissoutes sans rapport avec la pesanteur, les deux moitiés ne se comporteraient pas de façon aussi différente.

La concordance entre les demi-tiges et demi-racines s'explique par la concordance de l'effet osmotique, de même que la discordance entre les moitiés de chacun de ces organes ne peut s'expliquer que par l'effet de la pesanteur.

Orientation de la racine. — Les constatations ci-dessus établissent que la racine réagit comme la tige dans sa région d'élongation. Il suffit de détruire les cellules axiles de l'extrémité de la racine (en la piquant avec une aiguille) pour constater une incurvation de la racine vers le haut. La pesanteur agit de même façon sur les régions homologues des deux organes. Dès lors l'orientation de la racine vers le bas tient à une autre cause. Elle tient à l'action de la pesanteur sur les cellules en voie de division : dans une racine inclinée, la région de multiplication des cellules se comporte de façon que l'incurvation a lieu vers le bas. L'élongation très peu importante, et de peu de durée, dans la racine ne modifie pas le résultat. L'incurvation vers le bas commence par le méristème et non au troisième millimètre comme on l'a longtemps cru. Nous confirmons sur ce point ce qu'en dit Czapek.

Orientation du sommet de la tige. — Il y a lieu de se demander comment se comporte le sommet de la tige. La présence de feuilles à divers états de développement empêche de se rendre compte des faits. On remarque cependant que certaines tiges, à la germination, ont leur sommet pendant. C'est notamment le cas de la Fève.

On peut expérimentalement obtenir, pour cette plante, dans des conditions d'étiolement modéré à la lumière diffuse et de circulation d'eau restreinte, la persistance du rabattement du sommet pendant des semaines. La tige devient verticale ascendante par un redressement qui se produit à quelques millimètres de l'extrémité, là où l'élongation peut être constatée par l'écartement des tours de la spiricule des trachées. Le développement de chaque feuille détermine une perturbation dans le régime d'hydratation du sommet qui se relève pour s'incurver vers la feuille. Il demeure infléchi, bien que l'élongation de l'entre-nœud soit rectiligne ascendante, par un phénomène de décurvation analogue à celui que nous décrivons plus loin. L'inflexion a lieu alternativement à droite et à gauche, parce qu'il y a deux rangs de feuilles. La légére inflexion due au départ de faisceaux et à l'aspiration d'eau provoqués par la feuille, fixe le sens de la courbure géotropique. L'effet de la pesanteur sur le sommet (identique à ce qu'il est dans la racine) est périodiquement masqué par la croissance d'une feuille. En temps normal, il est masqué constamment par la croissancè continue des feuilles. La dissociation naturelle du bourgeon terminal par l'étiolement permet ici la manifestation d'un phénomène qu'on ne constate d'ordinaire que pour les racines. Il semble donc que l'action de la pesanteur sur la zone de multiplication cellulaire soit la même dans la tige que dans la racine.

Ainsi nous concluons de nos expériences que l'opposition entre la racine et la tige, dont on n'a jusqu'à présent pu fournir la raison, est due à ce que la réaction se manifeste pour la racine dans la zone des divisions cellulaires, pour la tige dans la zone de l'élongation.

Racines dressées vers le haut. — Nous avons obtenu expérimentalement des racines dressées de bas en haut en égalisant l'action de la pesanteur à l'aide d'un pendule dont les oscillations étaient réglées de façon que le fil de suspension décrivit une surface conique Les racines disposées verticalement en sens inverse de leur position habituelle s'allongent sans se dévier, l'influence incurvante de la pesanteur se trouvant corrigée à chaque instant. Un certain nombre des racines mises en expériences poussent ainsi en ligne droite et, si l'on a tracé des traits équidistants à leur surface, à l'encre de Chine, on n'observe aucun changement dans le mode de croissance. Ces racines sont superposables à celles qui se sont développées en position normale.

Cette expérience montre que les phénomènes de géotropisme de la racine sont bien dus à la pesanteur et qu'en égalisant l'action de ce facteur on peut déterminer une croissance en sens inverse de la normale. Elle montre aussi qu'il ne peut être question d'irritabilité du protoplasme. Si le géotropisme était un fait d'irritabilité, l'équilibre se rétablirait dans l'expérience précédente, mais le protoplasme n'en serait pas moins irrité ; par conséquent la rapidité et le mode de croissance seraient changés en quelque manière. Or, il n'en est rien.

Orientation et teneur en eau. — Si on rationne l'approvisionnement en eau de façon que la tige de la Fève s'incline avec une extrême lenteur durant plusieurs jours, il suffit d'un arrosage abondant pour que la tige se redresse en décrivant une courbe régulière, le sommet dépassant la verticale. La pesanteur a rendu inégale la croissance des cellules, la réplétion permet la manifestation de cette inégalité.

Si on règle l'approvisionnement en eau (arrosages plus ou moins parcimonieux à l'eau ordinaire ou à l'eau salée, transport des plantes de l'extérieur à l'intérieur d'une salle ou à l'obscurité, et vice versa), on peut obtenir des signes de flétrissure aux feuilles supérieures. Alors le sommet de la tige peu irrigué s'accroît en direction oblique ou même horizontale, la portion basilaire de la région de croissance demeurant verticale. Si la flétrissure se produit aux feuilles inférieures, c'est la base de la tige qui fléchit ; le sommet, tant qu'il reçoit assez d'eau, réagit contre l'abaissement passif et se redresse verticalement (notamment à l'obscurité où la transpiration est moindre). L'orientation est constamment en relation avec la quantité d'eau.

Voici quelques observations confirmant ces expériences.

La grappe du *Phytolacca decandra* et son long pétiole sont complètement dépourvus d'organes foliacés ; l'appel d'eau y est donc assez faible. La grappe jeune est verticale ou tend à le devenir quand elle nait dans une autre position. En s'allongeant elle devient horizontale. L'orientation est complètement indépendante du déplacement mécanique de la grappe par le développement en sympode du rameau axillaire de la dernière feuille. Par temps sec, la grappe fleurie affecte une courbure régulière, arquée vers le sol. Quand l'équilibre entre la transpiration et l'absorption est assuré, la grappe est horizontale, avec sommet relevé vers le haut sur une longueur d'environ deux centimètres. C'est une question de géotropisme, de teneur locale en eau, de régime d'irrigation. Les conditions mécaniques (poids à soutenir) peuvent déterminer une torsion du pédoncule. De plus, à mesure que les fruits se développent, la grappe devient pendante.

Après une forte chute de grêle, il nous a été donné d'observer des pieds de *Phytolacca* si gravement atteints que, dans les mois suivants les feuilles de certains rameaux se sont désséchées, que d'autres branches se sont cassées sous le poids des organes nouvellement formés. Des rameaux sont ainsi restés attachés par un lambeau de tissu soit en haut, soit en bas. En toutes circonstances, les grappes, désorientées par la chute du rameau, ont réussi à reprendre leur orientation normale là où l'arrivée de l'eau répondait à l'appel de la transpiration. Certaines ont dû se relever pour y revenir ; ce n'est donc pas de l'épiauxisme.

L'été de l'année 1921 fut une longue période de sécheresse. La plupart des grappes ont manifesté une croissance verticale descendante. La plante manquait d'eau au point que les grandes feuilles n'étaient jamais turgescentes et que seules les feuilles jeunes, voisines de la grappe, se maintenaient étalées. On ne peut contester que la nouvelle orientation ne soit due à la faible teneur en eau. La pénurie n'empêche pas les grappes de croître et de fructifier comme en temps normal. Une dizaine de jours pluvieux à la fin du mois d'août ont suffi pour que les grappes aient repris ou tenté de reprendre (suivant l'état du développement) leur orientation habituelle.

En temps normal, les rameaux des Cèdres sont infléchis vers le sol, la flèche elle-même est couchée sur une assez grande longueur. Les rameaux courts très feuillés déterminent une inhibition des rameaux longs ; ceux-ci se relèvent progressivement, parce que la teneur en eau augmente à mesure qu'on s'éloigne de l'extrémité. C'est ainsi que la flèche ne devient verticale qu'à une certaine distance de l'extrémité.

Nous avons observé un fait analogue, durant la période sèche sur les pousses rampantes du *Cucurbita maxima* dont le sommet était dirigé verticalement vers le bas sur une longueur de 5 à 10 cm. comprenant plusieurs entrenœuds visibles. Ici les feuilles étant très larges et espacées, la tige n'est pas régulièrement arquée, mais coudée. L'appel d'eau par la feuille, en voie de développement rapide, attire dans l'entrenœud qui la porte un afflux d'eau qui permet à celui-ci de se diriger horizontalement ou obliquement vers le haut ; alors qu'au-dessus de son insertion, la pénurie d'eau rend la croissance verticale descendante. Or, les rameaux latéraux encore dépourvus de grandes feuilles, mieux approvisionnés, poussent horizontalement et la turgescence y est en effet plus grande. Quelques jours de pluie ont rendu à peu près tous les rameaux horizontaux ou même les ont redressés vers le haut (sur une longueur de plus de 50 cm.) au point que certains ne sont pas loin de la verticale. Ici encore l'orientation est intimément liée à la teneur en eau.

Décurvation. — Jusqu'ici on n'avait pas distingué des faits habituels de géotropisme le mode de croissance des rameaux latéraux. Cependant loin d'être une incurvation, un enroulement, elle est un déroulement, une décurvation, là où le rameau est courbe. On ne peut juger de l'orientation définitive par cette courbe.

La courbe terminale se maintient en se reconstituant à mesure que de nouvelles cellules s'ajoutent au sommet ; elle se déplace dans l'espace parallèlement à elle-même. Si l'on suit les phases du phénomène de croissance, on voit chaque portion de l'axe s'abaisser de plus en plus à mesure qu'elle se trouve plus éloignée du sommet.

La courbe se déroule donc, phénomène qui est juste le contraire de ce que l'on observe dans les expériences de géotropisme. C'est ce que l'on constate dans la grappe du *Phytolacca* dont le sommet demeure dressé bien que la direction de croissance soit voisine de l'horizontale.

D'ailleurs il est des cas où chaque portion, au lieu de s'abaisser, se relève au contraire, le sommet demeurant infléchi vers le sol.

Les branches et la flèche du Cèdre présentent ce phénomène ; bien que la flèche soit inclinée ou même horizontale, sa croissance est verticale. Le *Cucurbita maxima* déroule de même en les relevant ses rameaux à sommet infléchi.

Telles sont les données qui vont nous permettre de chercher un fil conducteur au milieu de l'ensemble confus de faits accumulés en un siècle de recherches par les physiologistes.

(à suivre)

RECHERCHES
SUR LES
FRANKÉNIACÉES
par M. E. SURGIS

(suite et fin)

GENRE II. — HYPERICOPSIS Boissier.

HYPERICOPSIS PERSICA Bois.

Feuille.

Etude de l'épiderme en vue plane.

Cette étude nous a donné des renseignements de même nature que celle de *N. juniperoides* et des différences importantes avec cette dernière espèce, mais ce sont là des différences simplement spécifiques et non génériques.

Etude de la coupe transversale.

Celle-ci est plane, à marge à peine révolutée. *L'épiderme supérieur* est à très grandes cellules (fig. 7) : il porte de très longs poils identiques à ceux de *Niederleinia*, des stomates très rares et très petits (fig. 8) et de nombreuses glandes (fig. 7) ne différant de celles du genre précédent que par leur forme : leur composition est la même, mais elles sont insérées au niveau des cellules épidermiques.

L'épiderme inférieur est à petites cellules, il porte de très nombreux poils, des stomates également très nombreux et des glandes comme celles de la face supérieure.

Le mésophylle est bifacial, et non subcentrique comme l'indique

Vesque ; mais le tissu palissadique est interrompu en face de la nervure médiane.

Le système libéro-ligneux n'a d'importance que dans le faisceau

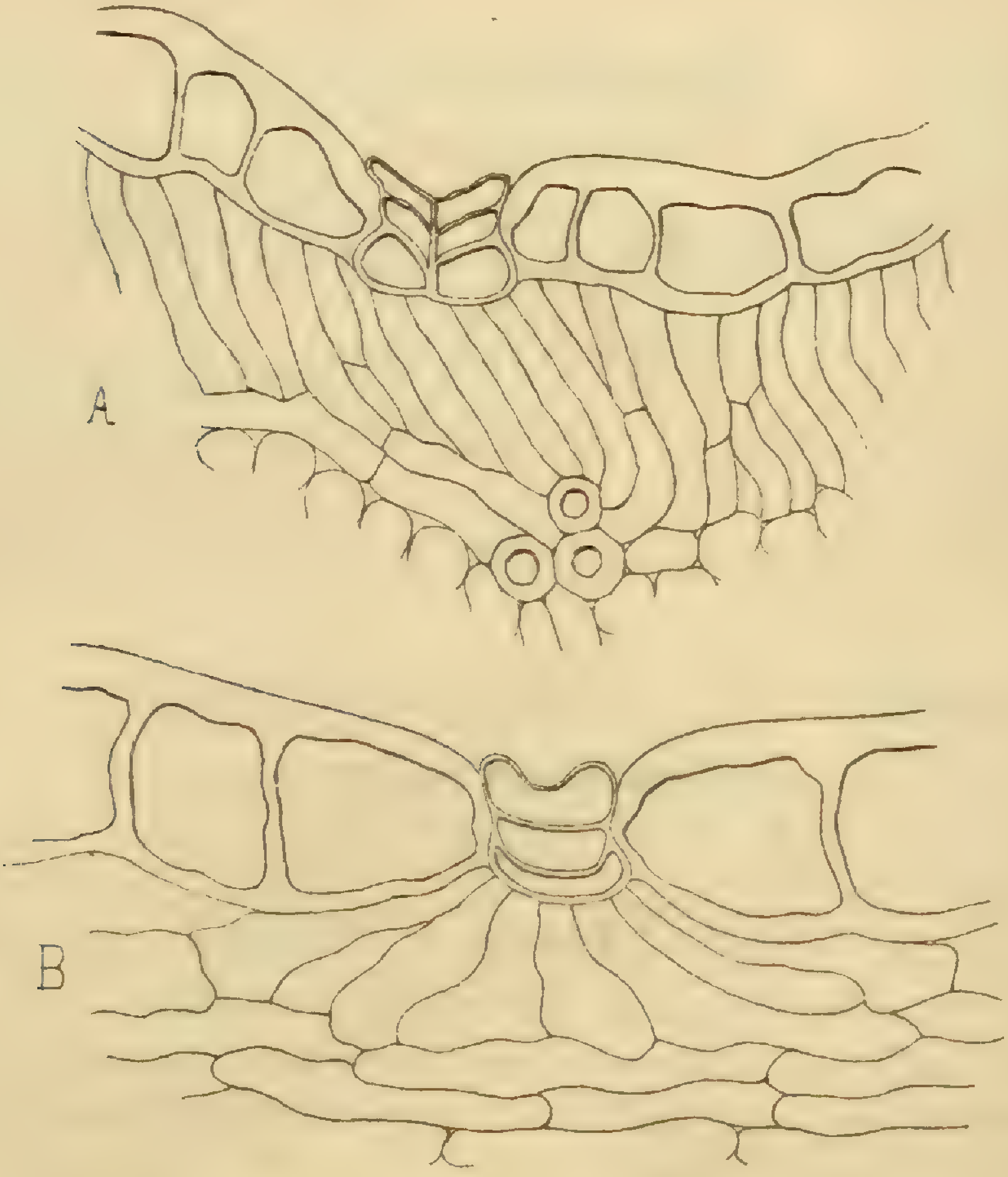


Fig. 7. — Coupes transversales de la feuille de *Hypericopsis persica*. — A. Epiderme supérieur avec glande en coupe transversale. — B. Epiderme supérieur avec glande en coupe longitudinale. Gr. 400.

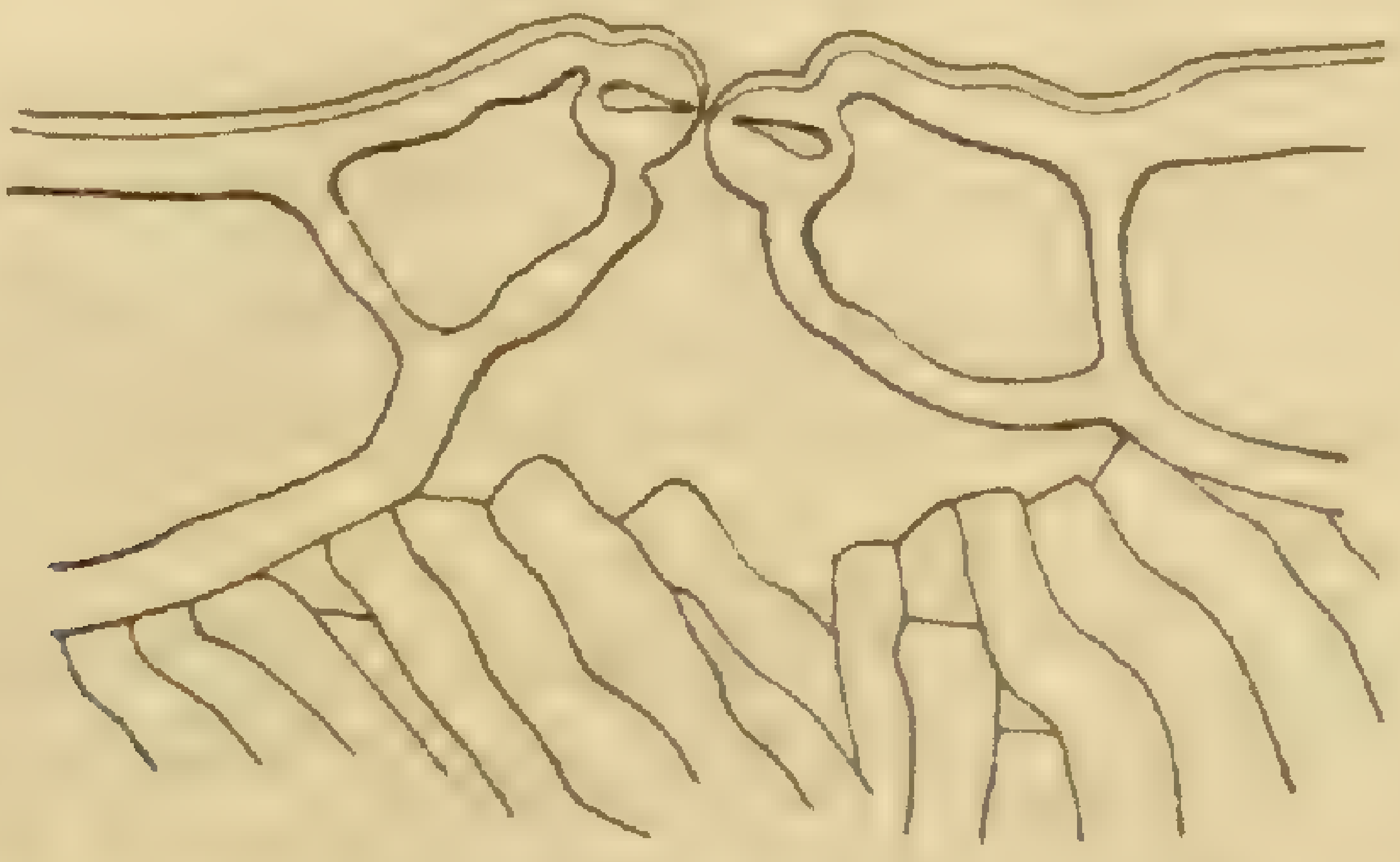


Fig. 8. — Stomate de la face supérieure de la feuille de *Hypericopsis persica* coupé transversalement. Gr. 400.

de la nervure médiane qui est entouré d'une gaine de cellules de parenchyme à parois épaissies et lignifiées comme dans *Niederleinia* ; mais il n'y a pas de faisceaux de fibres sclérifiées comme dans le dernier genre.

L'oxalate de calcium, toujours en oursins, est localisé au point de contact des deux tissus du mésophylle.

Pétiole.

Il a une structure presque identique à celle de la nervure médiane de la feuille.

Tige.

Coupe transversale.

Les caractères sont les mêmes que ceux de la tige de *Niederleinia* : moelle à grandes cellules se résorbant avec l'âge, bois sans rayons médullaires, anneau de 1 ou 2 rangs de fibres sclérifiées mais sans îlots ; écorce avec de nombreux cristaux en oursins ; l'épiderme porte des poils, des glandes et des stomates comme ceux de la feuille.

GENRE III. — BEATSONIA Roxburgh

L'étude anatomique de ce genre nous a permis :

1° *Au point de vue des caractères de la famille*, de retrouver ceux qui nous avaient été fournis par l'étude des genres *Niederleinia* et *Hypericopsis* : caractères des cellules épidermiques, des stomates ; présence des glandes épidermiques (fig. 9) de composition identique, mais de forme un peu différente et, insérées au niveau des cellules épidermiques ; caractères du mésophylle de la feuille ; ceux du pétiole, de la gaine et de la tige.

2° *Au point de vue des caractères génériques*, de signaler la présence de poils appairés et, fait important, parfois bicellulaires (fig. 10).

3° *Au point de vue des caractères spécifiques*, de justifier la division du genre en deux espèces, proposée dans la partie systématique. Leurs principales différences anatomiques sont les suivantes :

Feuille. — En vue plane : cellules de l'épiderme supérieur très grandes, irrégulières, allongées, à contours curvilignes ; epiderme inferieur à très nombreux poils. — En coupe transversale : épiderme superieur portant des poils ; mésophylle bifacial, le tissu palissadique occupant la moitié de l'épaisseur de la feuille ; tissu lacuneux habituel. Pétiole : près du limbe, circulaire, avec poils tout autour ; au milieu, allongé, face supérieure presque rectiligne, face inférieure très bombée, face supérieure sans poils, face inférieure avec quelques rares poils, des cils marginaux courts ; près de la tige, très allongé, mince, à peine concave vers la tige, même pilosité, nervure médiane saillante sur les deux faces. — **Tige** avec poils mécaniques. . . . . *B. portulacifolia*

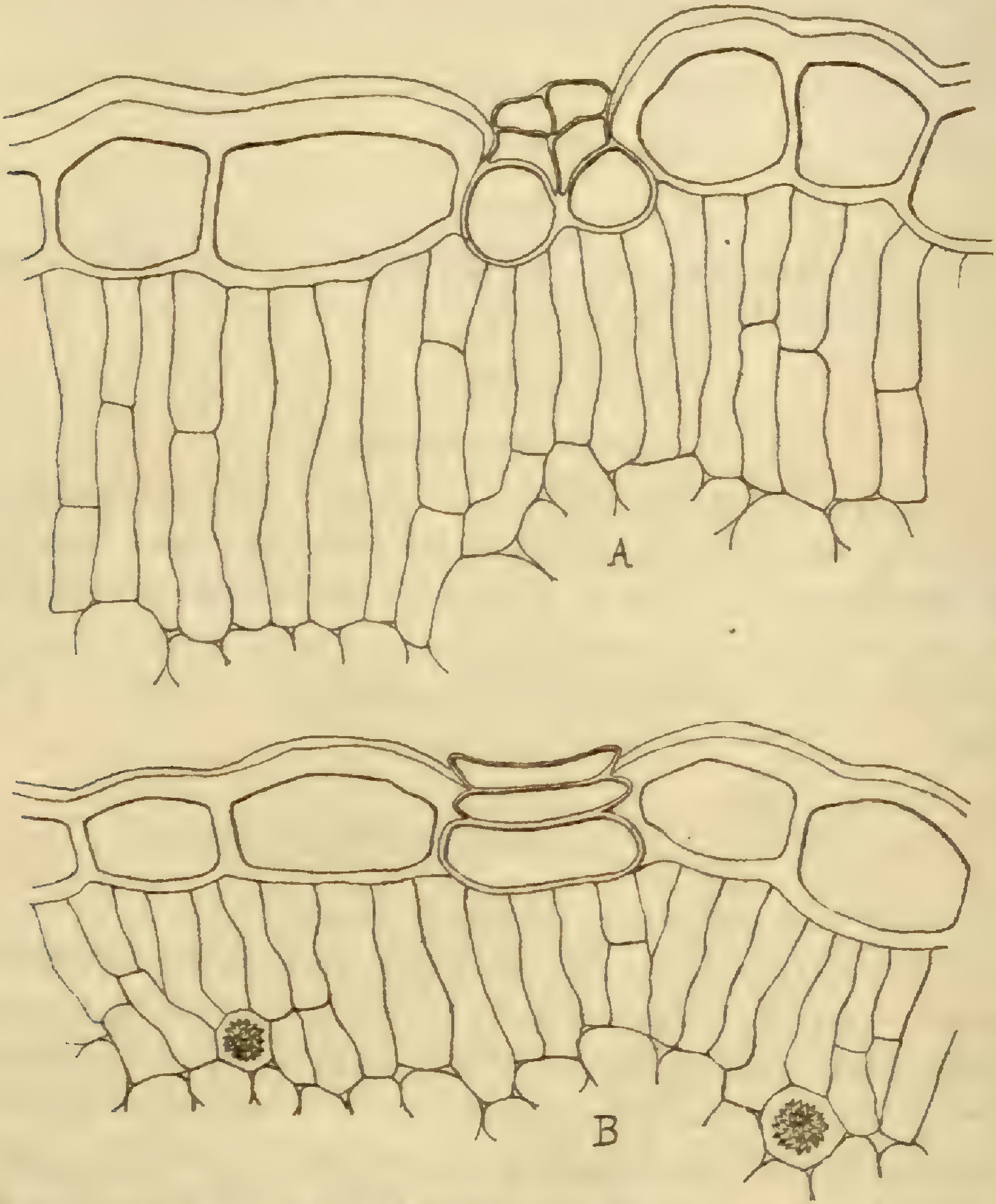


Fig. 9. — Coupe transversale de la feuille de *Beatsonia portulacifolia*. — A. Epiderme supérieur cutinisé, glande en coupe transversale et tissu palissadique. — B. Epiderme supérieur cutinisé, glande en coupe longitudinale et tissu palissadique avec cristaux d'oxalate de calcium. Gr. 400.

Feuille. — En vue plane : cellules de l'épiderme supérieur beaucoup plus petites, régulières, isodiamétriques, à contours rectilignes ; épiderme inférieur recouvert d'un feutrage de poils très serré. — En coupe transversale : épiderme supérieur glabre ; mésophylle subcentrique, le tissu palissadique occupant seulement le tiers de l'épaisseur de la feuille ; tissu lacuneux en 2 zones égales : l'une de tissu lacuneux proprement dit au centre du mésophylle, l'autre intermédiaire entre les tissus palissadique et lacuneux habituels, localisée sur la face inférieure. Pétiole : près du limbe, aplati, allongé, un peu aminci aux extrémités, glabre sur les deux faces, mais très longs cils sur la marge ; au milieu, plus aplati, plus allongé, toujours très concave vers la tige : glabre sur les deux faces, pas de cils marginaux ; près de la tige, très aplati, très concave vers la tige qu'il embrasse étroitement, entièrement glabre, pas de cils ; nervure médiane nulle part saillante. — **Tige** sans poils mécaniques . *B. compacta*

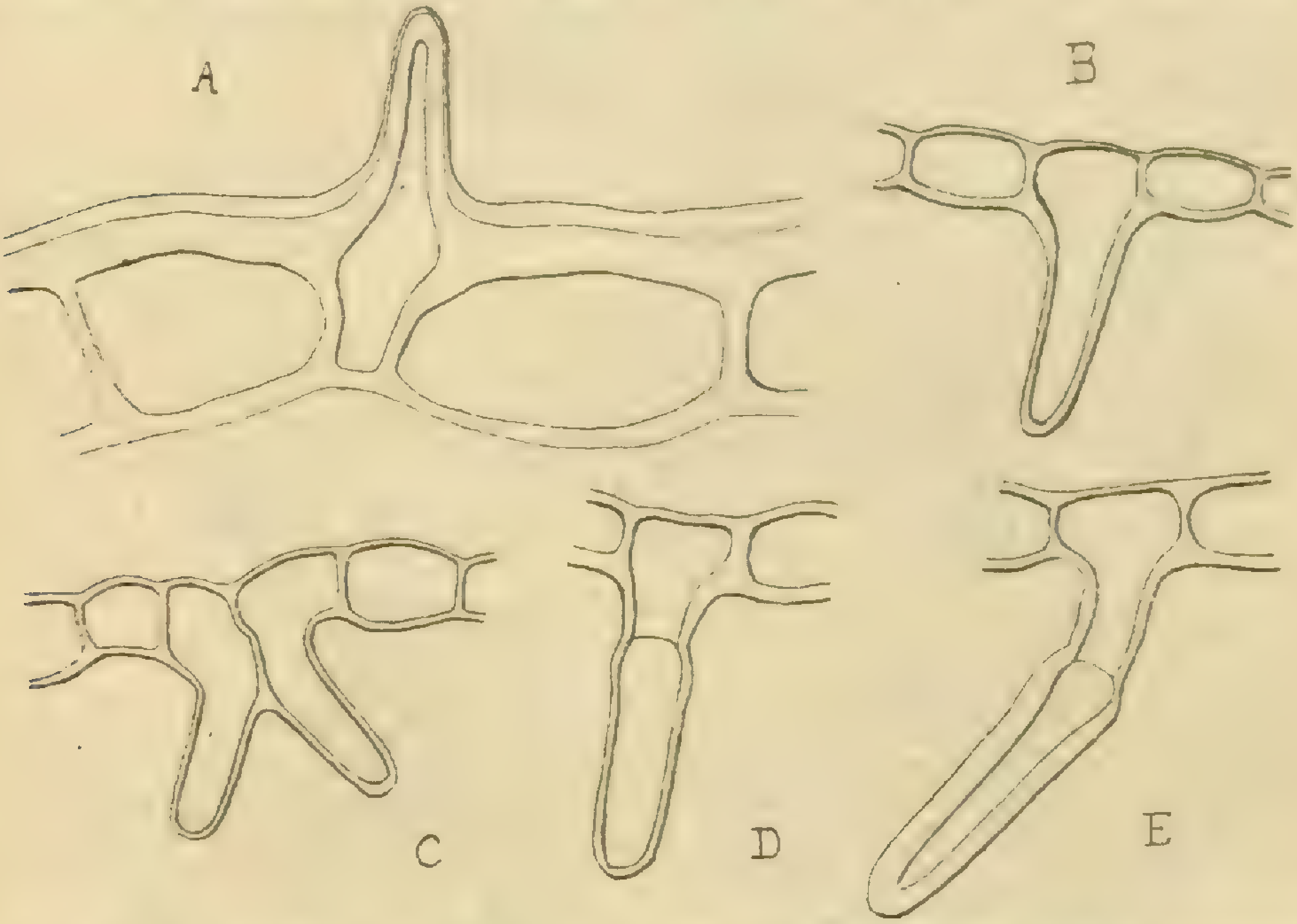


Fig. 10. — Poils de *Beatsonia portulacifolia*. — A. Poil de la face supérieure. — B. Poil habituel des Frankéniacées. — C. Poils appairés. — D et E. Poils cloisonnés. Gr. 400.

GENRE IV,

ANTHOBRYUM (Philippi) COMB. NOUV. Surgis.

L'étude anatomique de ce genre nous a permis.

1° *De justifier son rattachement à la famille des Frankéniacées.* Il en a, en effet, tous les caractères et il possède en particulier des glandes identiques, dans leur composition. (fig. 11) à celles des autres genres.

2° *De justifier son maintien comme genre* au moyen d'un caractère anatomique important tiré de l'origine du liège : elle est péricyclique chez *Anthobryum* et sous-épidermique chez tous les autres.

3° *De justifier enfin sa division en espèces* par des caractères tirés de la feuille. Ces caractères sont les suivants :

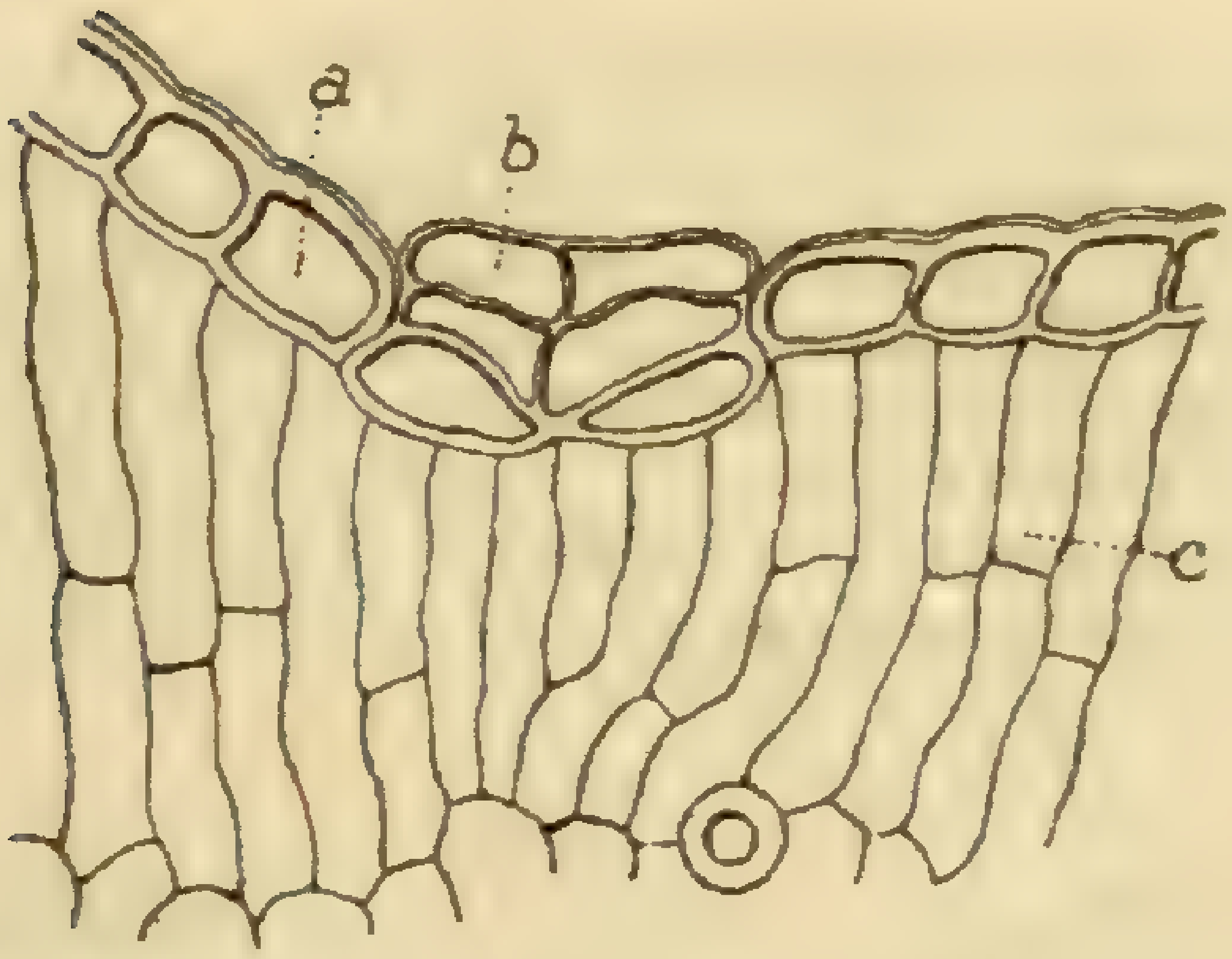


Fig. 11. — Coupe transversale de la feuille de *Anthobryum triandrum*. a, cellule épidermique latérale cutinisée ; b, glande en coupe transversale ; c, tissu palissadique. Gr. 400.

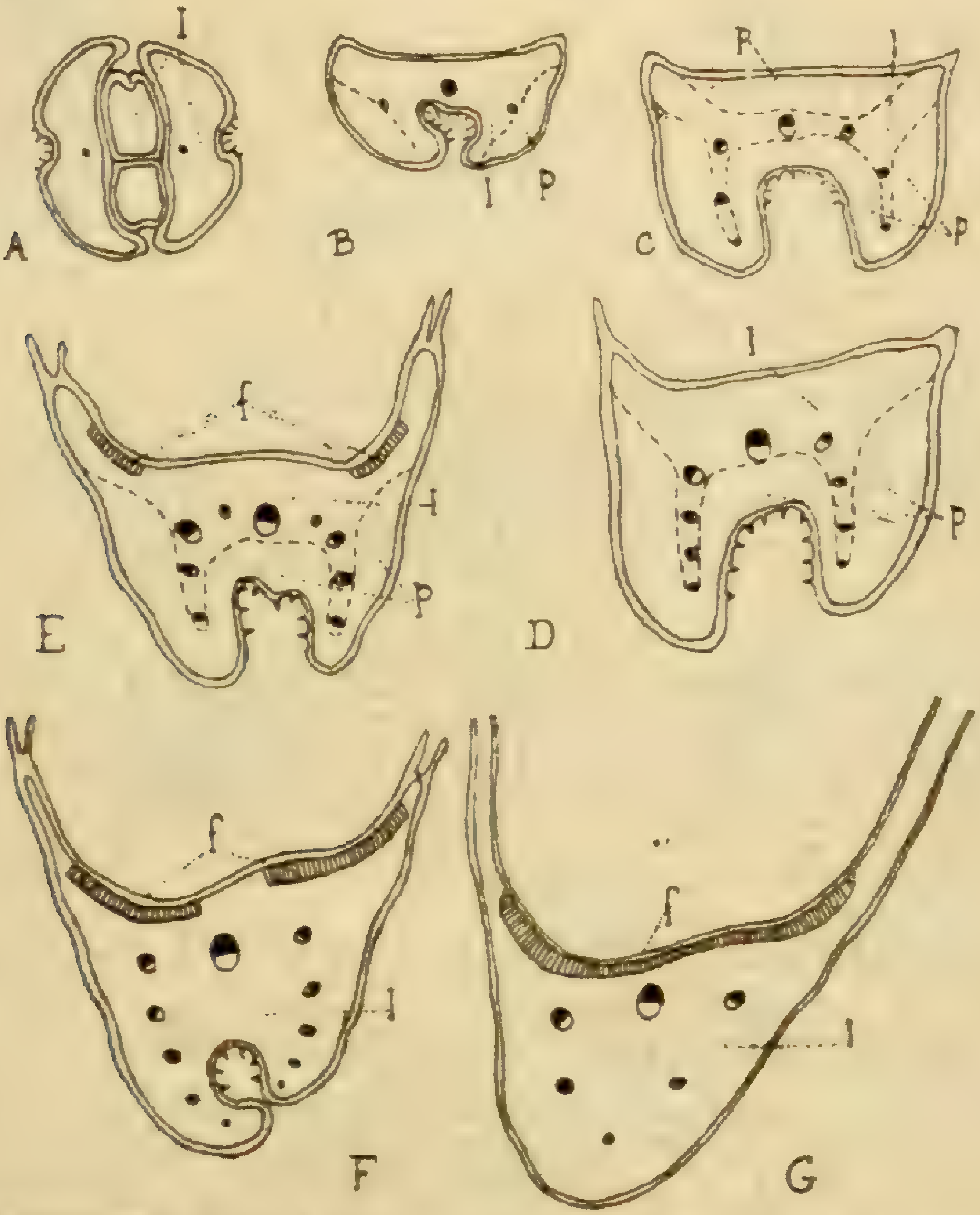


Fig. 12. — Schémas de coupes transversales de la feuille et de la gaine de *Anthobryum tetragonum*. — Lettres communes : f, fibres de sclérenchyme ; i, tissu lacuneux ; p, tissu palissadique. — A. Coupe de l'extrémité d'un rameau non florifère. — B. Apparition du tissu palissadique sur les faces latérales. — C. Le tissu palissadique occupe les faces supérieure, latérales et inférieure. — D. Coupe au milieu de la feuille. Le tissu palissadique a disparu de la face supérieure. — E. Apparition de deux îlots de fibres de sclérenchyme vers les marges. — F. Les fibres augmentent, le tissu palissadique disparaît, la boutonnière se ferme. — G. Coupe de la gaine proprement dite. Les deux îlots de fibres se sont rejoints, la boutonnière a disparu. Gr. 34.

En vue plane : cellules épidermiques grandes, allongées, à membrane mince et curviligne ; glandes toujours simples, sur les faces latérales et inférieure. — En coupe transversale : au sommet, boutonnière déjà marquée et profonde, à bords minces, confluents, d'où sillon à peine visible ; au quart du limbe, feuille mince, boutonnière profonde, spacieuse, mais sillon étroit, pas de cils marginaux ; à la moitié du limbe, feuille toujours mince, boutonnière profonde à bords minces à peine recourbés vers l'intérieur, sillon large, pas de cils ; gaine très large, mince. (pl. 4, fig. 1 à 10) . . . . *A. triandrum*

En vue plane : cellules épidermiques grandes, isodiamétriques, à membrane épaisse et rectiligne ; glandes toujours simples, sur les faces latérales et inférieure. — En coupe transversale : au sommet, boutonnière peu profonde, à bords très épais, écartés et sillon déjà marqué ; au quart du limbe, feuille très épaisse, boutonnière peu profonde, peu spacieuse, largement ouverte en un sillon très large, pas de cils marginaux ; à la moitié du limbe, feuille toujours très épaisse, gouttière peu profonde, à bords très épais, perpendiculaires au fond, d'où sillon très large, des cils ; gaine très étroite, très épaisse. . . . . (fig. 12) . . . . *A. tetragonum*

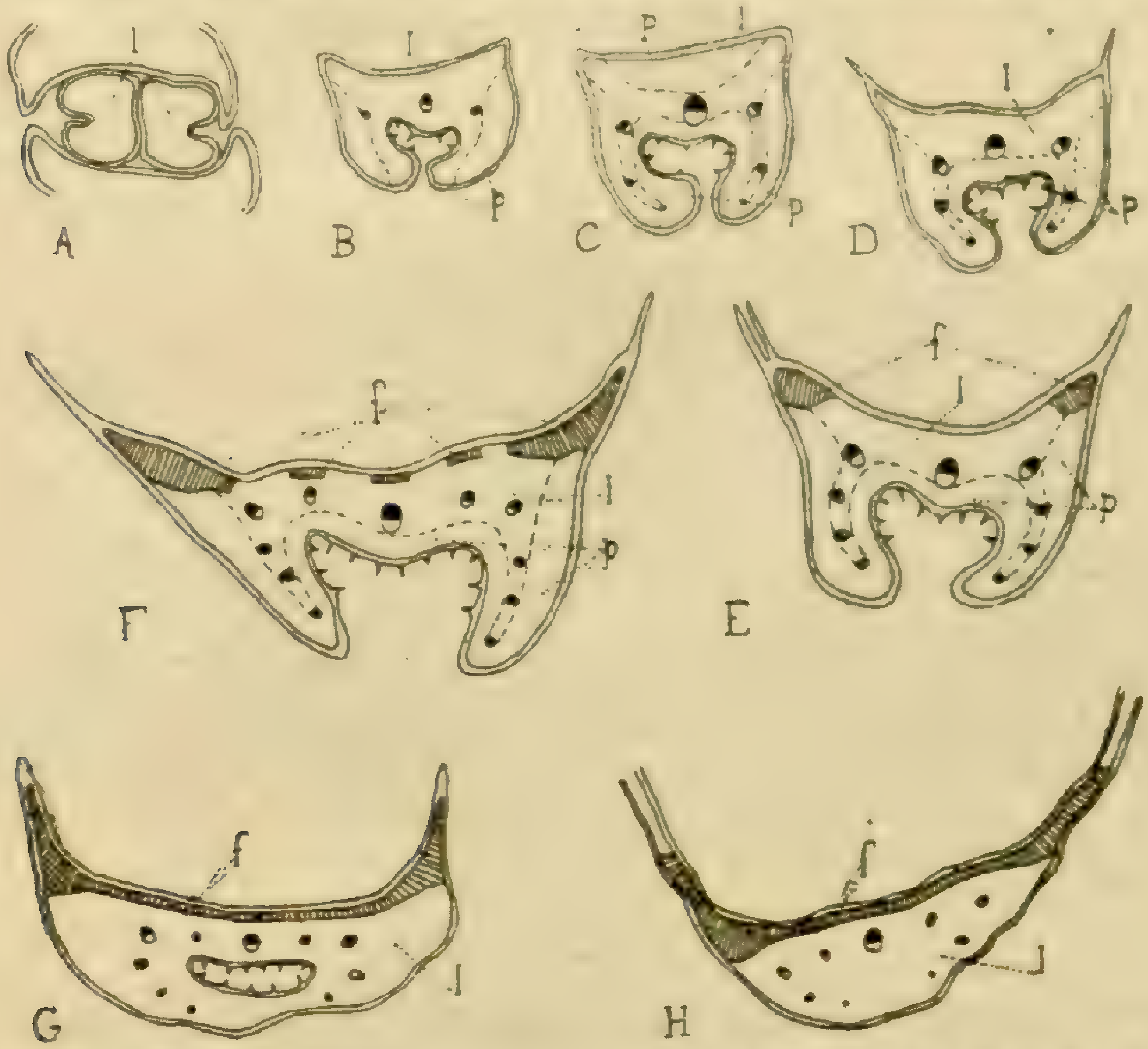


Fig. 13. — Schémas de la coupe transversale de la feuille et de la gaine d'*Anthobryum aretioides*. — Lettres communes : f, fibres de sclerenchyme ; l, tissu lacuneux ; p, tissu palissadique. — A. Coupe de l'extrémité d'un rameau non florifère. — B. Apparition du tissu palissadique sur les faces latérales. — C. Le tissu palissadique occupe les faces supérieure, latérales et inférieure. — D. Coupe au milieu de la feuille. Le tissu palissadique a disparu de la face supérieure. — E. Apparition de deux îlots de fibres de sclérenchyme vers les marges. — F. Leur nombre et leur importance augmentent. — G. La boutonnière est fermée ; les îlots se sont rejoints ; la forme de la feuille est profondément modifiée. — H. Coupe de la gaine proprement dite. — Remarquer dans les fig. E, F, G et H, les longs cils de la marge. Gr. 34

En vue plane : cellules épidermiques plus petites, allongées, à membrane mince et sinueuse ; glandes simples, quelquefois appairées sur les faces latérales et inférieure. — En coupe transversale : au sommet, boutonnière très profonde, avec deux golfes bien marqués, à bords assez épais, un peu écartés, d'où sillon étroit ; au quart du limbe, feuille épaisse, boutonnière assez profonde, à bord recourbés vers l'intérieur et sillon peu large, des cils marginaux ; à la moitié du limbe, feuille épaisse, gouttière assez profonde, à bords très recourbés vers l'intérieur, sillon peu large, des cils ; gaine étroite, un peu épaisse. . . . . (fig. 13). . . . . *A. aretioides*

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 1

Fig. 1. — Ramification des Frankéniacées.

Fig. 2. — a, ramification des genres *Niederleinia, Hypericopsis, Anthobryum* et *Frankenia* ; b, ramification du genre *Beatsonia* ; c, diagramme de la famille des Frankéniacées.

Fig. 3. — Aire géographique des Frankéniacées.

Fig. 4. — *Niederleinia juniperoides* Hieron. — a, calice fendu puis développé ; b, les 5 pétales ; c, style et stigmates ; d et d', embryons (d, légèrement aplati pour montrer la forme des cotylédons) ; e et e', petit et grand staminode. Tous les dessins de la fig. 4, grossis 7, 5.

Fig. 5. — *Hypericopsis persica* Bois. — a et a', pétales avec appendice ; b, pétale en préfloraison ; c, extrémité d'une dent du calice avec poils ; d, partie supérieure du style avec 5 stigmates ; e, anthère ouverte ; e' anthère en préfloraison, avec loge de droite un peu plus grande et prête à s'ouvrir ; f, ovule avec funicule. Tous les dessins de cette figure grossis 7, 5 (sauf les pétales grossis 4 et l'ovule grossi 22).

PLANCHE 2

Fig. 1. — *Beatsonia portulacifolia* Roxb., et *Beatsonia compacta* Surgis. — a et a' feuilles de *B. portulacifolia* ; b. feuille de *B. compacta* ; c, ovaire, style et stigmates de *B. portulacifolia* ; c, mêmes organes de *B. compacta* ; e, pétale de *B. portulacifolia* ; e', pétale de *B. compacta* : g et g', grande et petite étamine de *B. portulacifolia* ; h et h', mêmes organes de *B. compacta* ; i, graine et embryon expulsé par pression de *B. compacta*. — a, a', b, e et e' grossis 4, c, c', g, g', h et h' grossis 7, 5 ; i, grossi 12.

Fig. 2. — *Anthobryum aretioides* Philippi. — a, une des deux feuilles stériles ; b, les deux feuilles fertiles avec leur gaine ; c, calice fendu puis développé ; d^1, d^2, d^3, trois des cinq pétales ; e, étamine ; f, carpelles, style et stigmates ; h, ovule jeune. Tous les dessins grossis 7, 5.

Fig. 3. — *Anthobryum triandrum* Rémy Surgis. — a, une des deux feuilles stériles ; b, les deux feuilles avec leur gaine ; c, calice fendu puis développé ; d^1, d^2, d^3, trois des cinq pétales ; e, étamine ; f, ovaire, style et stigmates ; g, étamine en préfloraison ; h, pétale en préfloraison ; i, ovule jeune. Tous les dessins grossis 7, 5.

Fig. 4. — *Anthobryum tetragonum*. — a, une des deux feuilles stériles ; b, les deux feuilles fertiles avec leur gaine ; calice fendu puis développé ; d^1, d^2, d^3 trois des cinq pétales ; e, étamine ; f, ovaire, style et stigmates ; g^1 g^2, ovule à différents degrés de développement ; h, graine mûre. Tous les dessins grossis 7, 5.

PLANCHE 3

Schémas de la coupe transversale de la feuille, de la gaine et de la tige de *Niederleinia juniperoides*. Les faisceaux libéro-ligneux sont figurés en noir, les massifs fibreux sont hachurés.

Fig. 1, 2, 3 et 4. — Coupes transversales de la feuille à partir du sommet Remarquer pour chacune d'elles la forme générale, celle du sillon et de la saillie médiane, les épidermes avec glandes, la pilosité, etc.

Fig. 5. — Deux feuilles opposées, non encore soudées en gaine à la partie supérieure du dessin. Les massifs fibreux apparaissent à l'extérieur des massifs libéro-ligneux médians.

Fig. 6. — Coupe vers la base de la gaine. Dans les fig. 5 et 6, on a figuré en pointillé la trace de la tige.

Fig. 7, 8, 9, 10 et 11. — Coupes transversales de la tige à des niveaux différents pour montrer la naissance des feuilles. Dans la fig. 11, coupe transversale de la tige jeune au milieu de l'entre-nœud situé au-dessous de la dernière ramification dichotomique, on distingue : a, zone médullaire ; b et b, faisceaux ligneux ; c, anneau libérien continu ; d et d', grands massifs fibreux ; e et e', fibres isolées ; f, zone de parenchyme ; g, liège ; h, épiderme. Dans la fig. 10, les 2 massifs fibreux, m et n, accompagnés de quelques éléments libéro-ligneux, s'éloignent du centre ; un îlot de parenchyme, p et p', apparaît de chaque côté dans le liège. Dans la fig. 9, coupe à la naissance de la gaine, les massifs fibreux sont entièrement passés dans le liège ; l'îlot de parenchyme s'est considérablement développé. Dans la fig. 8, le massif fibreux a pénétré dans le parenchyme de la future feuille ; le système libéro-ligneux se divise en 2 parties, celle de droite constituera le système libéro-ligneux du rameau dichotomique le plus précoce. Dans la fig. 7, la gaine commence à se séparer de la tige. La scission est complète dans la fig. 6. — Tous les dessins grossis 34.

PLANCHE 4.

Fig. 1 à 10. — Schémas de la coupe transversale de la feuille et de la gaine de *Anthobryum triandrum*. Lettres communes : f, fibres de sclérenchyme ; i, tissu lacuneux ; p, tissu palissadique. — 1. Coupe de l'extrémité d'nn rameau non florifère ; a et a', feuilles coupées vers le milieu du limbe ; b et b', c et c', d et d', feuilles coupées dans la partie soudée en gaine. — 2. Coupe très près du sommet ; le tissu palissadique est déjà différencié sur les faces latérales. — 3. Le tissu palissadique occupe les faces latérales, inférieure et supérieure. — 4. Coupe au milieu du limbe, le tissu palissadique a disparu de la face supérieure. — 5. Les fibres de sclérenchyme apparaissent. — 6 et 7. Le sclérenchyme augmente, les marges s'allongent. — 8. Les bords de la boutonnière sont soudés, le tissu palissadique n'existe plus que sur les faces latérales. — 9. La cavité centrale a disparu, mais l'anneau de faisceaux libéro-ligneux subsiste. — 10. Il n'y a plus qu'un rang de faisceaux libéro-ligneux normalement orientés. — 11. Schéma de la coupe longitudinale de la feuille de *Anthobryum triandrum* au bord de la boutonnière. — Tous les dessins grossis 34.

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
1re PARTIE : PALÉOZOÏQUE

par **M. A. CARPENTIER**

(suite)

Sous le nom de *Medullosa pusilla,* M. Scott (1) a décrit une petite tige (diamètre = 2 cm.) de *Medullosa* très voisine du *M. anglica* Scott et provenant des *Lower Coal-Measures* de Colne (Lancashire). Quelques caractères distinguent cette espèce ou forme : les traces foliaires en s'écartant de la stèle n'ont que très peu ou même pas du tout de bois secondaire. L'hypoderme du pétiole est relativement plus étroit et d'un autre type que celui du *M. anglica* Il est probable, comme le suppose M. Scott, que le feuillage du *Medullosa anglica* des *Lower Coal-Measures* était celui de l'*Alethopteris lonchitica* et il est possible que l'*Alethopteris decurrens* se rattache au *Medullosa pusilla*.

La subdivision du genre *Medullosa*, basée sur des caractères purement anatomiques, paraît prématurée à M. Scott, qui n'admet pas la distinction proposée par M. Lotsy (2) entre un genre *Neuropteromedullosa* à système stélaire complexe et à feuillage de *Nevropteris* et un genre *Pecopteromedullosa* à système stélaire relativement simple et à frondes d'*Alethopteris*.

---

(1) D. H. SCOTT : *On* Medullosa pusilla. *Proc. of the Royal Society*, B. LXXXVII, pp. 221-228 ; pl. XIII ; 2 text-fig. ; nov. 1913.

(2) J. P. LOTSY : Vorträge über Botanische Stammesgeschichte, II, p. 725, 1909.

On doit à Miss de Fraine (1) l'identification d'une autre espèce de *Medullosa*, voisine des *M. anglica* et *pusilla*, le *M. centrofilis* des *Lower Coal-Measures* de Shore Littleborough, Lancashire. La tige de faible taille (5 × 1. 5 cm.) montre en coupe transversale une petite stèle cylindrique centrale entourée de 3 ou 4 stèles plus grandes à section irrégulière. Les pétioles ont la structure du *Myeloxylon Landrioti* Renault. La présence de petites stèles cylindriques centrales est un caractère qui se retrouve chez les *Medullosa* du Permien et spécialement dans le *M. Leuckarti*.

Dès sa découverte, le genre *Sutcliffia* a été rapporté par M. Scott aux *Médullosées*. L'espèce-type du genre, le *Sutcliffia insignis* Scott, avait été recueilli dans les *Lower Coal-Measures* d'Angleterre, dans un nodule de toit à Shore Littleborough (Lancashire) ; c'est au même niveau et dans la même région que fut trouvée la tige de *Sutcliffia* que Miss de Fraine (2) a étudiée dans un mémoire, où sont discutées les affinités du genre *Sutcliffia* avec les *Médullosées* et les relations des *Médullosées* avec les *Cycadées*. D'une façon générale la structure de ce fossile concorde avec celle du *Sutcliffia insignis* de Scott et l'auteur conclut son travail en rapportant cette tige au *S. insignis*, jusqu'à plus ample informé. Quoique moins large, la tige en question paraît appartenir à une plante plus âgée ; les formations secondaires de l'écorce de la tige sont bien développées ; les bases des pétioles ont disparu ; la protostèle et les méristèles possèdent des formations secondaires. Les pages les plus importantes du travail de Miss de Fraine sont celles où elle étudie les traces foliaires. Les deux figures (4 et 5) dans le texte qui représentent des moulages du système vasculaire du *Sutcliffia insignis* f. α (étudié par M. Scott) et du *S. insignis*, f. β (étudié par Miss de Fraine) sont très suggestives (3). Dans le *S. insignis* f. α, la protostèle détache par intervalles des cordons vasculaires larges et irréguliers que M. Scott nomme « méristèles », ou stèles subordonnées à la protostèle. Les méristèles émettent des cordons plus petits et il y a souvent fusion entre les cordons plus forts de méristèles voisines. Les nombreux faisceaux des traces foliaires sont en dernière analyse constitués par les ultimes divisions de ces cordons. Miss de Fraine constate que, chez le *S. insignis* f. ξ, les méristèles issues de la protostèle ne se fusionnent pas entre elles et qu'elles forment autour de la protostèle un ensemble de cordons parallèles plutôt qu'une sorte de réseau. L'auteur considère comme très probable que « les méristèles » se scindent en faisceaux plus petits et que les faisceaux de moindre taille sont totalement employés à la formation des traces foliaires. Si ce fait était définitivement prouvé, les « méristèles » finiraient donc par constituer les traces foliaires et les rapports de ressemblance deviendraient de ce chef plus étroits entre les « méristèles » du *S. insignis* et les gros cordons vasculaires concentriques qui s'échappent de la stèle pour se rendre aux feuilles, après division, chez le *Medullosa anglica*.

---

(1) E. de Fraine : *On Medullosa centrofilis*, a new species of medullosa from the Lower Coal-Measures. (*Annals of Botany*, XXVIII, pp. 251-264 ; pl. XV ; 5 text-fig. ; april 1914).

(2) E. de Fraine : On the structure and affinities of *Sutclifia*, in the light of a newly discovered specimen. (*Annals of Botany*, XXVI, p. 1031-1066 ; pl. XCI, XCII ; 19 text-fig. ; oct. 1912). — Voir A. C. Seward : *Sutcliffia insignis* f. α, in : *Fossil Plants*, III, pp. 153-154 ; 1917.

(3) Les notations α et β sont empruntées à M. A. C. Seward, *op. cit.* 1917.

Un autre genre nouveau de Médullosées, le g. *Rhexoxylon*, a été défini par Miss Bancroft (1). C'est un fragment de tige à structure conservée, provenant du Sud de l'Afrique, et dont l'âge est peut-être permien ou triasique. Cette tige rentre dans les Médullosées à structure polystélique : un tissu parenchymateux, avec des nids épars de tissu scléreux et des bandes de périderme, comprend deux anneaux de « stèles ». Chacune des stèles du cercle interne est constituée de deux parties : la partie externe peu développée à bois secondaire normal, la partie interne plus importante dont le bois est à développement inverse ; l'ensemble de ces deux parties affecte une forme elliptique, allongée radialement ; entre elles on observe parfois des traces de tissu vasculaire qui pourrait représenter, mais réduite, la « moelle partielle » du *Medullosa stellata* Cotta. Les « stèles » extérieures ou « stèles partielles » ne possèdent que du bois secondaire normalement orienté. Comme le fait remarquer M. Seward (2), à propos de la découverte d'un nouvel échantillon dans le Sud africain : « L'aspect général de cette tige en coupe transversale (avec ses steles éparses de diverses formes comprises dans un tissu de parenchyme suggère la comparaison avec certaines lianes tropicales actuelles à formations secondaires anormales. »

---

(1) Nellie Bancroft : Rhexoxylon africanum (*Trans. Linnean Soc. London*. VIII, 2, pp. 96-100, 1913).

(2) A. C. Seward : On a collection of fossil plants of Southern Rhodesia (*South. Rhodesia Geol. Surv.*; N° 8, p. 43 ; pl. XI, C. 1921).

Miss Bancroft compare la structure du *Rhexoxylon* avec celle des autres Médullosées. Le lecteur trouvera, dans son mémoire, un résumé des études anatomiques, dont les Médullosées ont fait l'objet et, dans un article spécial, la synthèse des connaissances acquises en 1914 sur l'importante question des rapports entre Médullosées et Cycadées (1).

Ces relations se sont précisées, grâce aux travaux nombreux de l'Ecole anglaise. M. Seward peut écrire : « L'opinion de Chodat, suivant laquelle les Médullosées sont des Protocycadacées (si les Médullosées comprennent le genre *Sutcliffia* avec les *Medullosa*) est probablement exacte. Il y a des preuves notoires de liens étroits de parenté entre les Cycadées et les Médullosées; le genre *Sutcliffia* permet de concevoir la descendance de types complexes polysteliques à partir d'un ancêtre monostélique (2). »

La question des relations entre les Médullosées et les Gnétales, au point de vue anatomique, a été traitée par Miss Sykes et par O. Lignier et M. Tison (3). Miss Sykes a reconnu que la structure vasculaire complexe des axes d'inflorescences chez *Welwitschia* rappelait celle du *Colpoxylon* et des Médullosées. O. Lignier et M. Tison ayant constaté la présence de faisceaux isolés à orientation renversée dans les axes des cônes femelles et des chatons mâles du *Welwitschia*, ont expliqué cette anomalie par des plissements longitudinaux extérieurs du cylindre libéro-ligneux comme il en existe chez les Médullosées et les Cycadées. Ils ont de plus observé une structure médulloséenne dans le sommet d'un chaton anormalement androgyne d'*Ephedra altissima*. D'après eux les ancêtres des Gnétales possédaient la structure médulloséenne que des anomalies peuvent faire réapparaître.

---

(1) Nellie BANCROFT : Pteridosperm anatomy and its relation to that of the Cycads (*The New Phytologist*, XIII, pp. 41-68, 1914).

(2) A. C. SEWARD : *Fossil plants*, III, pp. 161, 162.

(3) M. G. SYKES : The anatomy and morphology of the leaves and inflorescences of *Welwistchia mirabilis* (*Phil. Trans. Soc. Linn. London*, Ser. B, CCI, pp. 179-226; pl. 17, 18, 1910). — O. LIGNIER et A. TISON : Les Gnétales, leurs fleurs et position systématique (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 9e sér., XVI, 1912). — *Id.* : La structure médulloséenne chez les Ephedra (*Bull. Soc. bot. France*, LXIII, 1916, pp. 47-55).

Cycadofilicinées. — Parmi les *Cycadofilicinées*, dont les affinités sont encore à préciser, M. Scott a rangé le *Stenomyelon Tuedianum* Kidston (1). Cette plante fossile n'est que partiellement connue et par quelques fragments qui proviennent uniquement de la *Série calcifère d'Ecosse*, des environs de Berwick. MM. R. Kidston et Gwynne-Vaughan en ont donné la description (2). Le centre de la tige est occupé par une masse sensiblement triangulaire de trachéides primaires, masse que divise quelques traînées de parenchyme nées à l'extérieur vers le milieu des côtés du triangle. La masse ligneuse primaire, entourée d'une zone de bois secondaire à rayons médullaires nombreux, est elle-même enveloppée de couches péridermiques. L'écorce extérieure contient des faisceaux de fibres disposés suivant le type *Sparganum*. La trace foliaire à deux faisceaux part des sommets ou lobes de la masse ligneuse centrale. Le protoxylème est alors nettement visible et exarque ; à un niveau inférieur le faisceau est unique, le protoxylème devient mésarque et le faisceau se divise plusieurs fois durant son passage dans l'écorce de la tige vers le rachis.

Dans la Série Calcifère d'Ecosse, au même niveau de Pettycur, célèbre par l'abondance des tiges de l'*Heterangium Grievii*, M. Gordon (3) avait découvert, dès 1910, une tige qui lui paraissait appartenir au même genre et qu'il décrivit alors sous le nom d'*Heterangium Arberi*. Depuis, une étude minutieuse du même échantillon lui a révélé des caractères bien particuliers et cette tige doit constituer l'espèce-type du genre nouveau *Rhetinangium* (4). Cette tige a 2 cm. de diamètre, mais devait être longue ; elle porte de larges bases pétiolaires disposées en ordre spiralé, émet par intervalles des racines adventives. La zone externe de l'écorce de la tige est constituée de parenchyme à membranes épaissies ; les fibres hypodermiques en section transversale sont du type *Sparganum* et ressemblent à la fois à la structure de la même zone hypodermique chez le *Myeloxylon Landrioti* et le *M. radiatum* ; en section longitudinale ces fibres s'anastomosent par places. Les canaux secréteurs sont fréquents : on les trouve dans la zone hypodermique, dans l'écorce interne, le liber, la moelle. Celle-ci est du type mixte : le parenchyme fondamental est mêlé à des groupes de trachéides, structure qui rappelle celle des *Heterangium*, avec cette différence toutefois que dans le genre *Heterangium* ces groupes sont moins importants. Une autre différence entre les deux genres c'est la situation externe des pointements de protoxylème des faisceaux primaires; la structure est nettement exarque et se maintient dans les traces foliaires et pétiolaires. Cette distinction entre la structure mésarche *(Heterangium)* et exarche (*Rhetinangium*) ne doit pas être considérée comme absolue, car les découvertes de M. Kubart ont fait connaître des termes de passage d'une structure à l'autre. Mais un caractère distinctif, non seulement entre les deux genres précités, mais encore entre le g. *Rhetinangium* et les autres *Cycadofilicinées*, c'est la structure remarquable des traces foliaires. Chaque trace foliaire résulte de l'union de plusieurs faisceaux ligneux périmédullaires qui se soudent par leur région adaxiale, l'ensemble constitue une lame ou bande ondulée (1) ; la trace foliaire si complexe demeure indivise à travers le bois, l'écorce et le pétiole ; pour M. Scott (2) les genres *Rhetinangium* et *Heterangium* offrent un exemple remarquable de parallélisme de développement; la structure de la trace foliaire est toutefois bien distincte. Chez les *Heterangiums* polydesmiques, la trace foliaire est à l'origine constituée de deux faisceaux qui se divisent ensuite pour donner les faisceaux foliaires.

---

(1) D. H. Scott : *Studies in fossil botany*, 1909, p. 498.

(2) R. Kidston and D. T. Gwynne-Vaughan : On the Carboniferous flora of Berwickshire. Part I. *Stenomyelon Tuedianum* Kidston (*Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. XLVIII, pt. II, pp. 263-271, pl. I-IV, April 1912).

(3) W. T. Gordon : On the fossil flora of the Pettycur limestone (thesis). University Library. Cambridge (1910), Edinburg (1911).

(4) W. T. Gordon : On *Rhetinangium Arberi*, a new genus of *Cycadofilices* from the Calciferous sandstone series (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XLVIII, pt IV, pp. 813-825, pl. I-III, 1912).

Calamopitys. — MM. Scott et Jeffrey (3) étudiant les végétaux à structure conservée des schistes de Waverley du *Carbonifère inférieur* du Kentucky, ont trouvé une nouvelle espèce de *Calamopitys* le *C. americana*. La moelle est du type mêlé « mixed type », c'est-à-dire que des trachéides sont éparses dans tout le parenchyme médullaire, structure qui ne laisse pas de rappeler celle de la moelle des *Heterangium*. Tandis que chez le *C. Saturni*, du *Culm* de Thuringe, la trace foliaire reste simple à travers le bois secondaire et ne commence à se diviser que dans l'écorce, la trace foliaire du *C. americana* est constituée de deux faisceaux à son passage dans le bois secondaire. MM. Scott et Jeffrey ont étudié de même un pétiole du type *Kalymma* en connexion avec le *C. americana* : dans le parenchyme uniforme de ce pétiole plongent des faisceaux de structure mésarche et à plusieurs (de 2 à 5) pointements de protoxylème. Les mêmes auteurs ont découvert une nouvelle espèce de *Calamopteris*, genre voisin du g. *Kalymma*, dans les mêmes formations du Kentucky. Il s'agit d'un pétiole, dont les faisceaux fibreux hypodermiques sont très denses et dont les faisceaux libéro-ligneux collatéraux sont soudés en plusieurs bandes ou lames latérales et forment dans leur ensemble un fer à cheval (*Calamopteris Hippocrepis*).

---

(1) Voir **A.** C. Seward : *Fossil plants*, III, pp. 181-183 ; fig. 449, 450, 1917.

(2) D. H. Scott : The Heterangiums of the British Coal-Measures. (*Journal of the Linnean Society, Botany*, XLIV, p. 97, 1917).

(3) D. H. Scott and E. C. Jeffrey : On fossil plants showing structure, from the base of the Waverley shale of Kentucky. *Philosophical Transactions Royal Society London*, s. B ; CCV, p. 317-335 ; pl. XXVII, XXVIII, XXIX ; fig. 22 ; pl. XXX, XXXI, XXXIII, 1914.

M. Zalessky (1), dès 1911, a séparé du genre *Calamopitys* deux espèces qu'il a rangées dans un nouveau genre *Eristophyton* et il a discuté longuement le bien fondé de l'attribution que fait M. Scott de ces deux espèces au g. *Calamopitys*. L'un des principaux arguments de M. Zalessky, pour éloigner l'*Eristophyton fasciculare* et l'*E. Beinertianum* des *Calamopitys* et pour le rapprocher des *Cordaites*, c'est la constitution du bois (la structure de l'écorce de ces deux espèces du Carbonifère inférieur d'Ecosse demeurant d'ailleurs inconnue) ; les rayons médullaires sont plurisériés chez les *Calamopitys*, unisériés, et parfois bisériés dans le g. *Eristophyton*.

M. Scott (2) est revenu sur ce sujet et a donné la synthèse de nos connaissances sur le genre *Calamopitys* et en même temps fait des réserves sur la création de ce nouveau genre *Eristophyton*. Les cinq espèces de *Calamopitys* peuvent d'après lui être classées en deux groupes, mais elles constituent une série continue. Le premier groupe a des rayons médullaires plurisériés, des faisceaux vasculaires de taille à peu près uniforme et tous mésarches, soudés pour former une zone presque continue (*C. americana, C. annularis*) ou séparés les uns des autres (*C. Saturni*). Comme caractéristiques du second groupe retenons : les rayons médullaires unisériés, les faisceaux ligneux de taille très diverse, grands et mésarches à protoxylème central dans la moitié supérieure de leur trajet, diminuant de taille et acquérant la structure endarche vers le bas de leur course. A ce second groupe appartiennent les deux espèces rangées par M. Zalessky dans son genre *Eristophyton*. Les affinités étroites des deux dernières espèces ne sont donc pas contestées par M. Scott; peut-être à la rigueur ce dernier consentirait-il à la fondation d'un genre nouveau pour ces deux espèces dont le bois a le caractère du bois des *Cordàitées* et qui présentent une avance vers les *Cordaitales*. En attendant que la structure de leur écorce et de leurs bases foliaires soit connue, on peut, à l'exemple de M. Seward (1), les placer près des *Calamopitys* dans le genre *Eristophyton*.

---

(1) D. Zalessky : Etude sur l'anatomie du *Dadoxylon Tchihatcheffi* Gœppert sp. *Mém. Comite géologique, St-Pétersbourg*, N. S., Livr. 68, pp. 1-29 ; pl. I-IV ; 1911.

(2) D. H. Scott. Notes on *Calamopitys Unger*. *The Linnean Society's Journal Botany*; XLIV, pp. 205-232 ; pl. VI-VIII ; sept. 1918.

Cladoxylées. — M. Paul Bertrand (2) en 1911 y distingue trois genres : *Cladoxylon, Steloxylon, Volkelia*. L'âge des couches de Saalfeld (Thuringe), d'où proviennent de nombreux spécimens à structure conservée étudiés par Unger, de Solms-Laubach (3), M. Bertrand, n'est pas dévonien, suivant la remarque de M. O. Hörich (4). Ces spécimens ne se trouvent pas dans les couches à Cypridines, mais dans le *Culm*, tout au plus dans les couches de passage du Dévonien supérieur au Carbonifère.

Les Cladoxylées ont une masse libéroligneuse radiée dispersée, composée d'un grand nombre de lames rayonnantes, divisées et anastomosées irrégulièrement. Un trait caractéristique du genre *Cladoxylon* est d'avoir les lames ligneuses pourvues à leur extrémité d'une boucle périphérique.

Le genre *Steloxylon* et le *Volkelia refracta* sont remarquables par la réduction extrême du bois primaire et le beau développement qu'acquiert le bois secondaire. De Solms-Laubach est d'avis que les *Steloxylon* peuvent être rapprochés des Médullosées. M. Seward (1) adoptant cette manière de voir place les *Steloxylon* près des Médullosées, mais en fait une famille spéciale les *Steloxylées* qu'il classe parmi les Ptéridospermées, tandis que les *Cladoxylon* sont rangés parmi les Cycadofilicinées (2).

---

(1) A. C. Seward : *Fossil plants*, III, pp. 197-199 : fig. 457-458, 1917

(2) P. Bertrand : Observations sur les Cladoxylées. *A. F. A. S.*, 40ᵉ sess., Dijon 1911, pp. 505- 09.

(3) H. de Solms-Laubach : Ueber die in der Kalksteinen von Glätzisch Falkenberg in Schlesien erhaltenen strukturbietenden Pflanzenreste, IV (Volkelia refracta, Steloxylon Ludwigi) (*Zeitsch. f. Bot.*, 2ᵉ annee, fasc. 8, pp. 529-554, T. 3, 1910.)

(4) O. Hörich : Einige strukturbietende Pflanzenreste... (*Jahrb. d. Königl. Geolog. Landesanst.*, XXXVI, p. 519, 1915.

Dans sa note la plus récente sur les Cladoxylées, M. P. Bertrand admet l'opinion de Solms, d'après laquelle les organes autrefois désignés par Unger sous les noms de *Syncardia* et *Hierogramma* sont les pétioles de *Cladoxylon*. « Les *Steloxylon* sont des organes analogues aux *Cladoxylon*. Ils sont caractérisés par la réduction du bois primaire ; les lames ligneuses rayonnantes sont constituées à peu près uniquement par du bois secondaire.. On doit se demander si les *Steloxylon* ne représentent pas simplement un état particulier des *Cladoxylon*... En l'état actuel de nos connaissances, on ne peut que rapprocher les *Cladoxylon* et les *Steloxylon* des Phanérogames anciennes à bois primaire centripète (3). »

Protopityées. — Le type « généralisé » *Protopitys Buchiana*, que de Solms a bien fait connaître dès 1893, est signalé dans la *Yoredale series* d'Angleterre (4) et en Basse-Silésie (5), dans le Carbonifère inférieur (culm). C'est un genre isolé que ce *Protopitys*, à placer provisoirement parmi les Cycadofilicinées (6).

Les graines des Ptérisdospermées (7).

On peut, pour faciliter l'étude de ces graines, les répartir en deux groupements provisoires, comme le fait M. Seward et distinguer les *Lagenostomales* et les *Trigonocarpales*. Il est généralement admis que les *Trigonocarpus*, attribués à certaines *Médullosées*, sont bien des graines. Il n'en est pas de même pour les « graines » des

---

(1) A. C. Seward : *Fossil plants*, III, p. 163.

(2) Cf. D. H. Scott in *The New phytologist*, XVI, p. 232, 1917.

(3) P. Bertrand : Etat actuel des connaissances sur les genres « *Cladoxylon* » et « *Steloxylon* » (*A. F. A. S.*, Comptes rendus, 43ᵉ sess. Le Havre, 1914, pp. 446-448).

(4) Cf. A. C. Seward : *Fossil plants*, III, p. 213.

(5) O. Hörich, *op. cit.* 1915, p. 516.

(6) Cf. D. H. Scott, *Studies*, p. 496, 1909.

(7) Cf. D. H. Scott : *Studies in fossil botany*, 1909, pp. 386-396, 450-462. — G. R. Wieland : *American fossil Cycads*, II, Taxonomy, pp. 148-169, 1916. — A. C. Seward : *Fossil plants*, III, 1917, pp. 300-365.

Lyginopteris, les *Lagenostoma*. M. Chodat qui considère les *Lyginopteris* comme des Fougères ne voit dans les *Lagenostoma* que des « pseudo-semences » ou des « sporospermes ». « Ces macrospores tégumentées n'étaient pas encore des sacs embryonnaires au sens propre du mot, produisant de bonne heure un prothalle inclus ; ce dernier, sans doute formé après la dissémination, restait vraisemblablement engagé dans la macrospore au moins par sa base, comme cela a lieu aujourd'hui chez les Hydroptéridées. » (1).

La comparaison des *Lagenostoma* avec les macrospores des Hydroptéridées demeure très éloignée. Ce que l'on connaît du prothalle du *Lagenostoma Lomaxii*, d'après les études de M. Mc Lean (2), rappelle la structure de l'endosperme de certaines Gymnospermes actuelles. M. Mc Lean a en effet observé à la périphérie de l'endosperme une couche de petites cellules quadrangulaires ; à partir de cette assise, les cellules s'allongent vers le centre occupé par des cellules arrondies. On sait que chez le Cycas l'endosperme se forme par « alvéolation » successive de la périphérie vers le centre dans le protoplasme du sac embryonnaire (mégaspore) (3).

Sans doute MM. Oliver et Salisbury (4) ont trouvé des traits communs dans l'organisation de la couche tégumentaire externe chez les *Conostoma* et l'assise mucilagineuse de la mégaspore de *Pilularia*. Mais ce sont là des points de détail. Comme nous allons le voir, la différenciation du tégument, son mode d'innervation, la complication de la région supérieure de la graine ou « baldaquin » ; l'organisation du nucelle dont le sommet se différencie en un lagénostome et une chambre pollinique, tout cet ensemble de caractères autorise à conclure que ces macrospores tégumentées de *Lagenostoma* sont plus rapprochées de la graine des Gymnospermes que des macrospores des Filicinées ou des Lycopodinées hétérosporées.

Faut-il voir avec Lignier dans les sporanges du nouveau genre *Mittagia* un terme de passage possible entre les *Lagenostoma* et des

---

(1) E. Chodat : Les Ptéridopsides des temps paléozoïques, étude critique (*Archives Sc. phys. et nat.*, XXVI, p. 40, 1908).

(2) R. G. Mc Lean : Two fossil prothalli from the Lower Coal Measures (*The New Phytologist*, XI, pp. 306-311, pl. V, 1912).

(3) Ch. J. Chamberlain : *The living Cycads*, p. 96, fig. 39-40 (*The Univ. Chicago Sc. series*).

(4) Oliver and Salisbury : Affinities of the paleozoic seeds of the Conostoma group (*Annals of Botany*, XXV, p. 45, january, 1911).

Filicinées anciennes ? Sous ce nom de *Mittagia seminiformis* (1) Lignier a décrit trois sporanges globuleux découverts dans un nodule du Westphalien inférieur d'Ostrau (Silésie autrichienne). Ce sont des macrosporanges à déhiscence bivalvaire que Lignier regarde comme ayant été groupés en sore mais sans en donner de preuve péremptoire ; l'un de ces macrosporanges contient quatre spores. L'attribution de ces sporanges reste à préciser : en effet, si la structure de la paroi rappelle celle du tégument des *Lagenostoma* d'après O. Lignier, d'autre part, suivant la remarque de R. Zeiller (2) cette paroi est constituée comme celle des sporanges du *Lepidostrobus Browni :* assise palissadique, flanquée du côté interne de trois ou quatre assises de cellules parenchymateuses.

L'absence d'embryon constatée chez les Lagenostomales ne leur est pas spéciale ; cette particularité se retrouve dans toutes les graines paléozoïques. On n'a jusqu'ici reconnu la présence d'un embryon que dans les graines mésozoïques encore en place dans les inflorescences de *Cycadeoidea.* Il se pourrait, comme MM. Coulter et Chamberlain en suggèrent l'idée dans leur *Morphology of Gymnosperms,* que les graines étudiées jusqu'ici étant des graines tombées, avortées, l'embryon ne se trouverait que dans les graines encore attachées à la plante-mère. Les *Bennettitales* mésozoïques ont un embryon parce que leurs graines sont trouvées dans leurs inflorescences. Ce que l'on sait des Cycadées actuelles, où la fécondation peut être retardée de longs mois après la pollinisation, autorise à formuler une autre hypothèse : la fécondation et l'apparition de l'embryon seraient reportées longtemps après la chute des ovules sur le sol. Dans cette hypothèse on ne s'expliquerait pas pourquoi certains ovules n'auraient pas été minéralisés à ces stades plus avancés comportant un embryon. Reste l'hypothèse suivant laquelle ces graines n'auraient pas produit d'embryons : les plantes houillères auraient trouvé dans une active multiplication végétative une compensation à la perte de la reproduction sexuée ; Grand'Eury a, de fait, prouvé que certains groupes de Ptéridospermées se propageaient dans les marais houillers par des tiges stolonifères.

(A suivre)

---

(1) O. Lignier : Un nouveau sporange séminiforme. *Mittagia seminiformis* gen. et sp. nov. (*Mém. Soc. Linn. Normandie,* XXIV, pp. 49-66, pl. VIII, 7 fig., 1913).

(2) R. Zeiller in *Botanisches Centralblatt,* Bd. 125, n° 17, p. 427, 1914.

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(suite)

2. Dans les mares siliceuses des plateaux meuliers (T. 33, Pl. 16, phot. I et II), la série où s'intercale l'*Ericetum Tetralicis* est d'autant plus intéressante à considérer que la station où s'installe le groupement initial est d'origine artificielle (anciennes poches d'exploitations abandonnées); en comparant des mares d'âge différent et approximativement connu, on peut saisir les différentes phases du peuplement et reconstituer intégralement la série qui, débutant par des groupements planctoniques, se termine par le taillis de Chêne sessile à sous-bois de Myrtille.

Les mares des bois de Guerry, de Galluis et de la Chartre, sur lesquelles j'ai pu réunir beaucoup d'observations et de renseignements historiques, permettent d'établir ces comparaisons; on y rencontre, en effet, tous les types successifs depuis le trou à meulière inondé et abandonné tout récemment, jusqu'à la dépression entièrement asséchée où des Chênes et des colonies de Myrtille se sont installés.

Je me bornerai ici à résumer les nombreuses remarques que j'ai faites à ce sujet, réservant le détail de cette étude pour un travail spécial (1).

---

(1) La formation d'îlots de Sphaignes dans des stations artificielles analogues à celles-ci est un fait fréquent dans le bassin de Paris, en particulier dans les anciennes exploitations de marnes ou de meulières (Montmorency, Marly, les Alluets, Villers-Cotterets, Chevreuse, etc...). En Sologne, Franchet [106] signale des dépressions éparses au milieu des bois ou des champs dont le centre est occupé par un îlot de

Dans les poches d'exploitation abandonnées depuis peu, la végétation se réduit au plancton, encore très pauvre, et représenté le plus souvent par quelques espèces seulement; *Peplis Portula callitrichoides, Juncus supinus* et ses variétés écologiques inondées, la variété aquatique d'*Agrostis canina* représentent le premier groupement d'Hydrophytes tandis que *Typha latifolia* est l'Hélophyte la plus souvent observée au début du peuplement.

Peu à peu les apports du vent et des oiseaux aquatiques introduisent de nouvelles espèces, les débris organiques s'accumulent sur le fond argileux des mares, les eaux, légèrement floculeuses au début, se clarifient et une mince couche de tourbe acide se forme au bord de la mare ; c'est à cette phase de l'évolution stationnelle que l'association à *Scirpus fluitans* atteint son apogée ainsi que les associations d'Algues benthiques qui l'accompagnent. Le plancton est devenu très varié et garde une individualité bien marquée tant que la surface aquatique libre n'est pas envahie par les plantes supérieures.

Dans les mares à bords faiblement déclives, les espèces de l'association à *Heleocharis multicaulis* s'installent sur la marge externe de l'association à *Scirpus fluitans* et les deux groupements s'interpénètrent fréquemment.

L'apparition des Sphaignes marque un moment capital dans l'évolution des mares.

C'est le *Sphagnum Gravetii* qui apparaît toujours le premier (1) ; on sait que, de toutes les Sphaignes c'est la moins exigeante tant pour la minéralisation des eaux (2) que pour les variations du niveau aquatique (3). Cette Sphaigne s'établit soit sur les bords des mares, en colonies qui finissent par se souder en bandes et parfois en

---

Sphaignes ; cet auteur suppose qu'il s'agit de très anciennes marnières, ce qui paraît extrêmement probable.

M. l'abbé Bioret m'a signalé l'existence de pareils îlots de Sphaignes dans les ardoisières de l'Anjou,

(1) Il est assez remarquable de constater que c'est précisément une des espèces les plus rarement fertiles qui est la plus répandue dans ce territoire.

(2) Cette Sphaigne peut supporter une teneur assez élevée en carbonate de Ca ; ainsi Langeron signale cette Muscinée dans des eaux renfermant 0 gr. 07 de ce sel par litre [158, p. 57].

(3) Il en résulte d'ailleurs un polymorphisme extrême dont les systématiciens ont abusé pour créer des espèces de valeur taxinomique très contestable.

auréoles, soit sur le fond des mares où elle forme des gazons submergés qui, peu à peu, s'élèvent au-dessus du niveau de l'eau.

Sur cet îlot, des Sphaignes moins hydrophiles s'installent *(Sphagnum cymbifolium, S. subnitens, S. fimbriatum)* et avec eux les caractéristiques de l'*Ericetum Tetralicis*.

A ce stade, toutes les associations citées plus haut peuvent coexister dans une même mare (fig. 9). L'îlot de Sphaignes s'étend par accroissement centrifuge et se soude à l'auréole marginale ou bien, lorsque cette dernière n'existe pas, il envahit la ceinture d'Hélophytes ; la mare est alors comblée et la nappe aquatique n'est plus visible.

Le tapis de Sphaignes continue à s'élever et le dessèchement s'accentue favorisant la dominance des espèces sociales comme *Calluna*, *Vaccinium Myrtillus* et, surtout, *Molinia cærulea* ; les Sphaignes entrent en régression ainsi que les caractéristiques de l'*Ericetum Tetralicis* qui est remplacé par un faciès de la lande à *Ulex nanus* où les arbustes peuvent se développer.

Les arbustes s'installent aussi sur l'îlot de Sphaignes, *Betula pubescens* et *Salix cinerea* sont les plus fréquents ; leur présence accèlère le dessèchement de l'îlot spongieux et le Chêne sessile peut s'introduire alors. La Myrtille est l'espèce qui constitue le plus souvent le sous-bois ; un tapis d'*Hypnum Schreberi* où peuvent apparaître *Convallaria maialis*, *Anemone nemorosa*, *Pirola minor* complète le groupement où l'on reconnaîtra un fragment de la Chênaie siliceuse de Chêne sessile, association finale, climatique qui occupait l'emplacement de la mare avant l'exploitation de la meulière : la chaîne circulaire ouverte par l'Homme s'est refermée.

Une telle succession représente le type le plus complet, mais d'autres types se rencontrent aussi ; ainsi, lorsque les arbres s'installent au bord de la mare dans la première phase du peuplement, l'ombre entrave le développement de la bruyère spongieuse et l'îlot de Sphaignes, formé alors d'espèces sciaphiles comme *Sphagnum squarrosum* ou *S. fimbriatum*, se peuple de Fougères (*Blechnum Spicant, Osmunda regalis, Athyrium Filix-femina*) ; il s'agit alors d'un fragment d'Aulnaie à Sphaignes.

Parfois, lorsque les Sphaignes sont absentes, ces mares ombrées sont extrêmement pauvres et leur végétation se réduit aux populations muscinales des berges, groupements qui sont d'ailleurs tout à fait étrangers à la série étudiée ici ; mais si l'intensité lumineuse s'accroît brusquement à la suite d'une coupe ou d'un incendie, le plancton réapparaît et les Hydrophytes restées à l'état de vie ralentie végètent et se multiplie activement.

En résumé, lorsque la série complète est réalisée, le rôle capital revient aux Sphaignes qui apparaissent successivement comme éléments destructeurs par rapport aux groupements aquatiques, puis comme éléments édificateurs et conservateurs vis-à-vis de l'*Ericetum Tetralicis* ; les Sphaignes sont à leur tour éliminées par la Molinie ou la Callune qui sont elles-mêmes effacées par le Chêne.

Le schéma suivant résume cette succession.

(Poche d'extraction inondée)

|

Association à *Scirpus fluitans*

↓

Association à *Heleocharis multicaulis*

↓

Bruyère spongieuse à *Erica Tetralix*

↓

Molinietum ou *Callunetum*

↓

Taillis de Chêne sessile

2. — Lande à *Ulex nanus* et *Calluna vulgaris*

Comme l'association précédente, celle-ci est exclusivement localisée dans les hautes buttes tertiaires où elle forme des taches étendues sur les plateaux humides de l'argile à meulière, descendant très rarement dans la zone des sables ou des marnes.

Sous sa forme typique, la lande à *Ulex nanus* et *Calluna vulgaris*

(*Uliceto-Callunetum*) est un groupement continu; de physionomie et de composition floristique homogène, où les espèces sociales (surtout Chaméphytes ligneuses à assimilation continue) ont un rôle prépondérant (T. 33, Pl. 15, phot. I et II); suivant les conditions édaphiques locales et les vicissitudes de la compétition entre ces plantes sociales, on peut observer des landes à *Pteris*, des landes à *Molinia*, des landes à *Calluna*, qui sont autant de faciès de la lande typiquement dominée par l'Ajonc nain et la Callune, faciès dont les rapports dynamiques ont été esquissés à propos de la Chênaie siliceuse.

Les trois relevés suivants, qui se rapportent à des individus d'associations bien développés et établis sur l'argile à meulière expriment de façon concrète la composition de cette association (cf. également le relevé statistique du tableau I).

1. Plateau de l'Hautie, au-dessus de Chanteloup.

	Cladonia sp. pl.	r	**H (Chh)**	*Polygala serpyllacea*	r
	Rhacomitrium canescens	rr	**H**	*P. vulgaris oxyptera*	r
	Dicranum Scoparium	pa	**Ph**	*Rhamnus Frangula*	rr
	Hypnum Schreberi	**cdt**	**H**	*Viola canina*	r
	Stereodon cupressiformis		**H**	*Peucedanum gallicum*	rr
	ericetorum	abt	**Chl (Ph)**	*Erica Tetralix*	r
H	*Danthonia decumbens*	pa	**Chl (Ph)**	*Calluna vulgaris*	abt
H	*Carex leporina*	r	**Chl**	*Thymus Chamædrys*	r
Gtb	*Orchis Morio*	rr	**H**	*Galium silvestre*	rr
Ph	*Betula pubescens*	rr	**H**	*G. verum*	r
H	*Potentilla Tormentilla*	pa	**H**	*Anthemis nobilis*	r
Chl (Ph)	*Ulex nanus*	**cdt**	**H**	*Scorzonera humilis*	r
Chl (Ph)	*Genista anglica*	r	**H**	*Hypochœris maculata*	rr
Chl (Ph)	*G. pilosa*	pa			

2. Bois de la Chartre au-dessus de Brueil-en-Vexin.

	Hypnum Schreberi	r	**Chl (Ph)**	*U. nanus*	rr
	Hylocomium splendens	abt	**Ph**	*Sarothamnus scoparius*	r
Grh	*Pteris aquilina*	r	**Chl (Ph)**	*Genista anglica*	abt
H	*Danthonia decumbens*	r	**Chl (Ph)**	*G. pilosa*	r
H	*Agrostis vulgaris*	r	**Ch**	*G. sagittalis*	pa
H	*Festuca capillata*	pa	**H (Chh)**	*Polygala serpyllacea*	r
H	*Anthoxanthum odoratum*	rr	**Ch**	*Helianthemum vulgare*	rr
Grh	*Carex panicea*	r	**H**	*Viola canina*	r
Grh	*C. præcox*	rr	**Chl (Ph)**	*Calluna vulgaris*	**dt**
Gtb	*Orchis bifolia*	r	**H**	*Pedicularis silvatica*	r
Ph	*Populus Tremula*	rr	**H**	*Scabiosa Succisa*	pa
H	*Potentilla Tormentilla*	pa	**H**	*Centaurea nigra*	r
Ph	*Ulex europæus*	pa	**Chh**	*Hieracium Pilosella*	rr

3. Lisière du plateau, au-dessus de Maudétour.

	Bæomyces roseus	
	Cladonia furcata	
	C. coccinea	
	Rhacomitrium hypnoides	r
	Hypnum Schreberi	cdt
	Scleropodium purum	abt
H	*Agrostis canina*	
H	*Danthonia decumbens*	
H	*Nardus stricta*	r
H	*Potentilla Tormentilla*	
Chl (**Ph**)	*Ulex nanus*	pa
Chl (**Ph**)	*Genista anglica*	pa
H (**Chl**)	*Polygala serpyllacea*	r
H	*Viola canina*	rr
Chl (**Ph**)	*Vaccinium Myrtillus*	r
Chl (**Ph**)	*Calluna vulgaris*	cdt
Chl	*Erica cinerea*	rr
Chl	*Thymus Chamædrys*	pa
H	*Pedicularis silvatica*	rr
Th	*Euphrasia gracilis*	r
Chh	*Galium saxatile*	abt
Chh	*Antennaria dioica*	r
H	*Gnaphalium silvaticum*	r
H	*Anthemis nobilis*	abt
H	*Hieracium umbellatum*	r

En dehors des espèces citées dans ces trois listes, je nommerai encore les suivantes rencontrées dans d'autres relevés.

	Polytrichum piliferum
	P. juniperinum
	Dicranum undulatum
Ch	*Lycopodium clavatum*
Ph	*Juniperus communis*
Grh	*Calamagrostis Epigeios*
Grh	*Holcus mollis*
H	*Molinia cærulea*
H	*Deschampsia flexuosa*
H	*Luzula multiflora*
H	*Juncus conglomeratus*
H	*Hypericum pulchrum*
H	*Rubus fruticosus agg*
H	*Teucrium Scorodonia*
Th	*Melampyrum pratense*
H	*Betonica officinalis*
H	*Solidago Virga-aurea*
H	*Serratula tinctoria*

Il faut signaler encore le Pin silvestre qui se rencontre par individus isolés, issus de semis naturels provenant des plantations du plateau.

Les espèces possédant une valeur caractéristique régionale élevée (exclusives et électives) sont les suivantes : *Danthonia decumbens, Ulex nanus, Genista anglica, G. pilosa* (1), *Viola canina, Galium saxatile*. Deux caractéristiques de l'*Ericetum Tetralicis* se retrouvent ici, *Polygala serpyllacea* et *Erica Tetralix*. Ce sont d'ailleurs des espèces qui, dans une grande partie de leur aire s'accommodent aussi bien de la sécheresse physique des sols sablonneux que de la sécheresse physiologique des sols tourbeux acides (Oxylophytes de Warming) ; avec *Nardus stricta, Salix repens, Calluna vulgaris, Danthonia decumbens*, on les trouve à la fois dans les bruyères tourbeuses et dans les dunes [170]. Toutes ces plantes possèdent, d'ailleurs, des caractères xérophytiques très accentués.

---

(1) Ce Genêt qui se rencontre exclusivement sur sol siliceux dans le Vexin français ainsi qu'en Normandie et dans les Cévennes [27] est très commun sur la craie en Champagne où il domine souvent la pelouse à *Festuca duriuscula* dans les savarts [161].

L'aspect saisonnier le plus frappant de la lande à *Ulex nanus* est l'aspect autumnal avec ses contrastes chromatiques si vifs où le jaune doré de l'Ajonc s'allume parmi les champs rosés de la Callune.

La lande à *Ulex nanus* est très souvent représentée par des individus mixtes, intermédiaires entre la lande proprement dite et la Chênaie siliceuse de Chêne sessile et qui correspondent des formes régressives ou, plus rarement, progressives par rapport à ce dernier groupement (cf. pp. 379) ; à côté de cette « lande arbustive », on peut distinguer une « lande herbeuse » où les graminées de prés siliceux ont nettement la prépondérance et qui passe aux prés siliceux à *Anthoxanthum* et *Holcus mollis* signalés au paragraphe des prairies mésophiles.

Cette lande herbeuse, très fréquente sur les plateaux d'argile à meulière, se développe en particulier le long des chemins, en bandes discontinues.

La lande à *Ulex nanus* se reconstitue très facilement et relativement vite sur les aires dénudées de l'argile à meulière ; de beaux exemples de lande en voie de reconstitution s'observent dans les carrières de l'Hautie, au-dessus de Triel, au contact de landes anciennes.

De l'étude statistique basée sur de nombreux relevés quadratiques j'extrairai seulement les remarques générales suivantes :

1° La reconstitution de la lande se fait d'autant plus vite et de façon d'autant plus complète qu'il existe des landes anciennes au voisinage de l'aire dénudée ; ce fait s'explique si l'on considère que beaucoup d'espèces de la lande à *Ulex nanus* ont des semences dépourvues de moyens de dissémination à distance ;

2° Les caractéristiques de l'association peuvent s'installer dès le début du repeuplement ; il n'y a donc pas ici d'éléments édificateurs obligatoires et *Ulex nanus*, *Calluna vulgaris*, *Anthemis nobilis*, *Agrostis vulgaris* dominent localement dans les premières phases.

3° Les Algues, les Lichens et les Mousses qui, dans d'autres groupements, apparaissent constamment lors des premières phases du repeuplement, manquent assez souvent ici ; *Zygogonium ericeto-*

rum, *Polytrichum juniperinum*, *Cladonia pyxidata*, *Baeomyces roseus*, *Pogonatum urnigerum* sont parmi les plus fréquents.

Quant à mes observations sur la reconstitution des landes incendiées, elles cadrent bien avec celles que Fritsch et Parker ont faites en Angleterre [109]; la lande se reconstitue intégralement sur place par graines et rejets provenant des individus que le feu a seulement léchés. J'ajouterai que la première phase du repeuplement est, constamment, ou presque, marquée par un tapis souvent continu de *Ceratodon purpureus*.

La lande à *Ulex nanus* présente un caractère plus occidental encore que l'*Ericetum Tetralicis ;* son aire s'étend du Nord-Ouest de la Péninsule ibérique à l'Irlande et à l'Ecosse mais ne s'avance pas vers l'Europe continentale au delà de la vallée du Rhône.

Dans le Massif central, Lecoq signale que l'*Ulex nanus* « est souvent associé au *Calluna vulgaris*, au *Genista anglica*, à l'*Erica cinerea* et même au *Genista pilosa* » [162, V, p. 430].

Dans le Bassin de Paris, cette association, n'est déjà plus représentée à l'est de Paris que par des types appauvris.

C'est dans le Massif armoricain qu'on peut observer les types les plus complets de cette association qui trouve là avec des substratums favorables, le climat doux et humide qui lui convient.

Voici, à titre d'exemple, un relevé provenant d'une lande continue, sur pentes granitiques, au Huelgoat (Finistère) :

Hypnum Schreberi, *Stereodon cupressiformis*, *Pteris aquilina*, *Danthonia decumbens*, *Potentilla Tormentilla*, *Ulex nanus*, *U. europæus*, *Genista anglica*, *Polygala serpyllacea*, *Viola canina*, *Vaccinium Myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Erica ciliaris*, *Pedicularis silvatica*, *Galium saxatile*, *Lobelia urens*, *Wahlenbergia hederacea*, *Serratula tinctoria*.

Trois espèces de cette liste *Lobelia urens*, *Wahlenbergia hederacea* et *Erica ciliaris* manquent à notre territoire, mais accompagnent l'Ajonc nain dans toute son aire et lui sont souvent associées.

On pourra utilement comparer, à ce relevé, ceux que donnent H. Chermezon pour le Nord-Ouest de l'Espagne [61 bis] ainsi que la liste générale des bruyères du sud de l'Angleterre [223] où se retrouvent la plupart des espèces citées ici.

Dans le Nord de l'Angleterre, en Irlande et en Ecosse, l'*Ulex Galii*, remplace l'*Ulex nanus*, mais les landes dominées par cette espèce ont une composition très voisine de celles de la lande à Ajonc nain [195].

3. — Bruyère sèche à *Erica cinerea*

Des trois Ericacées spontanées (1) dans ce territoire, l'*Erica cinerea* est la seule qui soit exclusivement localisée sur les sols secs : tandis que l'*Erica Tetralix* ne s'écarte pas des stations mouillées ou humides et que la Callune s'accommode de tous les types de sols pourvus qu'ils soient pauvres en sels de chaux, la Bruyère cendrée ne prospère que sur les sols sableux et bien drainés.

L'*Erica cinerea* domine surtout dans les bruyères établies sur les alluvions anciennes et sur les sables de Fontainebleau. Sur les plateaux d'argile à meulière, on ne la rencontre qu'en petits peuplements épars dans la lande à *Ulex nanus* et c'est seulement dans les carrières abandonnées, sur les petits monticules plus secs, qu'elle forme parfois des peuplements de quelque étendue alors que l'Ajonc nain ou l'*Erica Tetralix* colonisent les parties plates, humides.

L'autonomie sociologique de la bruyère à *Erica cinerea* est loin d'être aussi nette que celle des deux groupements étudiés précédemment.

On retrouve dans la bruyère sèche à *Erica cinerea* la plupart des espèces de la lande à *Ulex nanus*, mais avec des coefficients de fréquence et d'abondance très différents pour beaucoup d'entre elles ; c'est ainsi, par exemple, que *Potentilla Tormentilla*, *Polygala serpyllacea*, *Genista anglica*, communs ou très communs dans la lande à Ajonc sont rares ici tandis que *Sarothamnus scoparius* et *Polytrichum piliferum* localement dominants ici sont peu abondants dans la lande à *Ulex nanus*.

La Callune et la Fougère Aigle jouent ici aussi un rôle dynamique important tandis que la Molinie est très rarement dominante.

Les espèces caractéristiques de ces bruyères sableuses sont en petit nombre et je ne pourrai guère citer, parmi les plantes vasculaires exclusives, que *Potentilla splendens* (bois du Chênay près Vétheuil). Les Cryptogames sont plus nombreuses et, sur les pentes des sables de Fontainebleau, dans les vides de la bruyère à *Erica*

---

(1) L'*Erica scoparia* dont il existe une petite colonie sur un talus de la Butte Marisis (route de Chartres à Magny) a sans doute été introduite à cette localité [136].

cinerea, les taches d'humus sont occupées par plusieurs Lichens et Muscinées remarquables (*Cladonia alcicornis*, *Cl. macilenta*, *Cl. coccifera*, *Cl. uncialis*, *Cl. gracilis*, *Dicranum spurium*, *D. scoparium orthophyllum*, *Campylopus brevipilus*, *Polytrichum piliferum*).

Sur les alluvions anciennes, la bruyère à *Erica cinerea* apparaît le plus souvent en liaison dynamique étroite avec le *Corynephoretum* vis-à-vis duquel elle joue un rôle destructeur analogue à celui des peuplements de *Sarothamnus scoparius* ; ces landes à *Sarothamnus* et la bruyère à *Erica cinerea* ne sont probablement que deux faciès d'une même association.

Les individus intermédiaires entre le *Corynephoretum* et la bruyère à *Erica cinerea*, sont très fréquents sur ces sables d'alluvions, comme je l'ai déjà noté.

L'*Erica cinerea*, persiste longtemps dans les taillis de Bouleaux et de Chêne sessile qui succèdent à ces bruyères sèches ; de même, dans les Pineraies sablonneuses, elle forme localement, à elle seule, la strate suffrutescente.

Faute de relevés comparatifs, je ne puis m'étendre sur la valeur géographique de ce groupement ; je signalerai seulement que dans le Nord-Ouest de l'Europe, l'*Erica cinerea* se rencontre dans les bruyères humides, aux îles Faeroes par exemple, où d'après C. Ostenfeld [184] elle remplace l'*Erica Tetralix*.

(A suivre).

Nemours.— Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon.

SUR LE MECANISME DU REDRESSEMENT GÉOTROPIQUE DE LA TIGE DES ARBRES

par M. Paul JACCARD

(suite et fin)

Caractères anatomiques et propriétés physiques du « bois géotrophique »

D'après A. Engler, le bois formé au cours du redressement géotropique de tiges déviées de leur position normale, de même que celui des branches qui s'accroissent sous l'influence de l'excitation géotropique, possède une structure anatomique caractéristique, différente de celle du bois de tension ou du bois de compression (1). Il aurait en outre des propriétés physiques différentes.

On constate en effet que les branches ou les tiges des feuillus courbées géotropiquement conservent, et même accentuent leur courbure en se desséchant, ce qui n'est pas le cas pour celles qui ont été courbées artificiellement.

Le bois géotrophe, au sens de A. Engler, présente donc un *retrait* beaucoup plus accusé que celui qui se développe dans la portion de la tige comprimée artificiellement. Comme on le sait le retrait d'un bois augmente, d'une façon générale, avec son poids spécifique ainsi qu'avec sa teneur en eau. Le bois formé sur le côté concave du sommet de la tige courbé géotropiquement serait donc plus dense que celui du côté comprimé artificiellement au-dessous du point d'attache. Il en serait de même d'une façon générale pour le bois du côté supérieur épixyle des branches par rapport au côté inférieur plus étroit.

---

(1) J'ai développé ailleurs les raisons qui m'empêchent de distinguer anatomiquement le bois « geotrophe » du bois de tension ou de compression.

Bois de tension et bois de compression, etc, *Revue générale de Botanique* T. XXIX 1917 et Inversion de l'excentricité, etc. *même Revue* Tome XXXII 1920.

Il paraît naturel de rattacher cette particularité aux conditions mécaniques différentes qui règnent sur les deux côtés antagonistes du diamètre vertical et à l'inégale influence qu'elles exercent sur la pression de turgescence et sur la nutrition de la cellule (1).

Les réactions morphologiques dues aux tensions ou aux compressions qui s'exercent au cours de la croissance sont d'ailleurs fort variées, il est aussi difficile de les prévoir qu'il ne l'est d'établir à coup sûr la nature, l'intensité et la localisation des actions mécaniques qui les occasionnent. A titre d'exemple rappelons que la compression qui se produit dans la concavité d'une courbure à court rayon, ou à la base d'une branche près de son insertion, provoque parfois la formation de bois *ondulé* ou *plissé* dans le sens longitudinal. Comme je l'ai montré, les fibres qui se plissent perpendiculairement à la compression longitudinale qui s'exerce sur le côté concave de la courbure par suite de son racourcissement, sont en réalité *tendues*, du moins sur le dos des plissements (2).

Fréquemment, une compression analogue détermine au contraire la croissance transgressive des éléments ligneux, augmentant ainsi l'épaisseur du bois formé. Par ce procédé, les cellules en voie d'allongement échappent plus ou moins à la compression qui résulte du raccourcissement du côté concave, lequel, sans qu'il y ait augmentation du nombre des éléments ligneux, atteint ainsi une plus grande épaisseur.

---

(1) A ce propos signalons l'étude de *K. Löw*, (3) montrant que l'inversion géotropique qu'on observe chez les branches retombantes des formes « pleureur » comparées a la forme normale, dans *Morus, Sophora, Caragana, Corylus, Fraxinus* et *Sorbus*, est le plus souvent en relation avec un ralentissement de la nutrition accompagné d'un moindre développement du tissu mécanique,

D'autre part, G. Heric (4) comparant la stucture anatomique du côté supérieur et du côté inférieur de branches excentriques de feuillus, constate que, généralement la proportion des fibres est plus grande sur le côté supérieur large que sur le côté inférieur étroit où les vaisseaux sont relativement plus nombreux. Cependant il serait dangereux de trop généraliser, car les exceptions sont nombreuses.

(2) « Nouvelle recherches, etc. » (*loc. cit. Zurich* 1919 p. 188. (A propos d'une tige de hètre enroulée en boucle.) et Etude anatomique de bois comprimés, (Epicéa plissé) (Wellenholz). *Mitteil. d. schw. forstl. Centralanstalt Bd.* X. p. 71 et suiv. *Zurich* 1910.

(3) *Berichte d. deutsch. botan. Gesells.* Bd XXXV. 1917.

(4) Zur Anatomie excentrisch gebauter Hölzer. *Dissert. Univers. Fribourg (Suisse)* 1915.

Les récentes études de *F. Neeff* (1) font d'ailleurs entrevoir que la croissance transgressive est un phénomène tout à fait général et que l'épaississement du corps ligneux résulte en grande partie d'un chevauchement des nouvelles fibres et des cellules parenchymateuses sur les anciennes par suite de leur allongement accompagné de cloisonnements dans *le sens transversal*. Cette dernière observation permet de comprendre en particulier le mécanisme de l'allongement du cambium sur le côté convexe des courbures.

Il n'est pas impossible que ce mode de croissance soit favorisé chez les feuillus par la tension longitudinale, ce qui expliquerait leur épixylie dominante, tandis que chez les Conifères, la division des cellules-mères des trachéides serait accélérée et leur chevauchement facilité par la compression longitudinale, d'où prédominance de l'hypoxylie.

Quant au bois formé dans la concavité d'une courbure artificielle (2) il est très compréhensible qu'il diffère de celui qui se développe dans une courbure géo ou phototropique. Dans le premier cas, les nouvelles couches de bois s'appliquent sur un corps ligneux déformé par l'action d'une force extérieure qui n'agit pas sur elles, dans le second cas par contre, ce sont les assises de bois formées au cours du redressement géotropique qui déterminent la courbure et déforment le corps ligneux sous-jacent. On pourrait dans le premier cas parler d'une tension-compression *passive* des couches ligneuses formées *après la courbure,* dans le second cas d'une *tension-compression active déterminant la courbure* et se poursuivant jusqu'à sa consolidation complète.

Il est naturel que des conditions aussi différentes se traduisent par des caractères physiques et histologiques dissemblables. La stucture intime des parois, leur épaississement inégal et, leur composition chimique, leur groupement ainsi que la forme de leur section transversale et leur diamètre, sont autant de caractères par lesquels le bois de tension et le bois de compression se distinguent, montrant par là d'une façon évidente que leurs éléments se sont développés dans des conditions de pression, de tension et de nutrition différentes. En regard d'une relation si naturelle, on ne comprend absolument pas par quel mécanisme, une excitation géotropique perçue par le sommet et transmise au lieu de réaction pourrait déterminer une pareille différenciation.

---

(1) « Ueber die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dicotylen » *Zeitschrift für Botanik, Jena* 1920, h. 225-252.

(2) c'est-à-dire maintenue artificiellement par une force mécanique extérieure.

Considérations générales et conclusions.

Dans les pages précédentes, nous avons essayé d'établir le déterminisme de réactions considérées généralement comme des tropismes ayant leur raison d'être dans leur caractère d'utilité pour l'espèce ou pour l'individu.

En admettant que la forme normale de croissance des plantes ligneuses, celle des arbres en particulier, soit la résultante de forces antagonistes en équilibre, orientées parallèlement à la direction de la pesanteur ou à celle de l'éclairage optimum, toute déviation de la position normale d'équilibre provoque un *redressement* soit une réaction photo ou géotropique, laquelle nécessite un travail mécanique.

On peut se demander si les forces mécaniques mises en jeu lors du redressement d'une tige par exemple, sont la *conséquence* de l'inégale activité de croissance due à l'excitation géotropique perçue par le sommet, cette inégale croissance se produisant de façon à réaliser la meilleure forme d'équilibre statique avec le minimum de matériel, ou bien si, au contraire, la forme normale d'équilibre étant rompue, les tensions-compressions ainsi produites sont la cause de l'inégale activité du cambium et de la croissance excentrique qui en résulte.

Qu'il s'agisse de tiges inclinées accidentellement ou ployées expérimentalement, les tensions-compressions engendrées par la flexion ne sont pas invariables ; elles sont constamment modifiées par la croissance du sommet, lequel ne s'allonge pas parallèlement à l'axe de la tige penchée, mais verticalement. Il en résulte un déplacement continuel du centre de gravité de la cime en voie de croissance, provoquant par contre-coup des variations correspondantes dans les tensions-compressions du système statique tout entier.

Il est très difficile d'ailleurs d'évaluer ces variations et de préciser la manière dont elles se transmettent dans la masse du corps ligneux.

D'autre part, comme les réactions dues à ces actions mécaniques diffèrent non seulement suivant le degré d'intensité de celles-ci, mais encore suivant la sensibilité spécifique plus ou moins grande des diverses espèces ligneuses vis à vis de l'influence morphogénique qu'elles exercent, on comprend la difficulté qu'il y a de prévoir à coup sûr, ainsi que le voudrait une théorie complète, quel sera, d'après la forme de croissance d'un arbre, le sens et le degré d'excentricité de sa tige et de ses branches.

Le problème que nous envisageons comporte encore beaucoup trop d'inconnues pour que nous puissions dans tous les cas établir a *priori* quelle doit être la rapidité relative de l'épaississement sur les deux côtés antagonistes d'un organe excentrique, mais du moins pouvons-nous entrevoir les actions mécaniques capables de déterminer cette inégale croissance. Au lieu d'attribuer l'accélération de croissance unilatérale, d'où résulte l'excentricité, à l'action régulatrice de l'excitation géo ou phototropique perçue par le sommet et transmise, conformément aux exigences de la statique, jusqu'à l'endroit où il est le plus utile qu'elle se produise, nous pensons que cette accélération (1) est essentiellement déterminée au lieu de réaction par les actions mécaniques (2) dues à la pesanteur et engendrées par l'orientation photo ou géotropique.

Remarquons d'ailleurs que les finalistes ne nient pas l'influence des actions mécaniques sur la croissance en épaisseur, mais il ne la font intervenir qu'à titre complémentaire, comme facteur capable d'accentuer, d'affaiblir ou de neutraliser les effets de l'excitation géotropique. Ce mélange de *finalisme* et de « *causalisme* » (qu'on me permette cette expression) rappelle fort les concessions faites par le vitalisme au déterminisme physico-chimique dans le domaine de la physiologie.

---

(1) Ainsi que le ralentissement corrélatif.

(2) Ainsi que A. Engler le remarque, la réaction géotropique n'est pas limitée aux portions inclinées ou horizontales des tiges, mais s'étend plus ou moins loin du lieu où elle présente son maximum d'intensité en s'atténuant avec la distance. Ce fait ne saurait être, à mon avis, invoqué en faveur de la transmission de l'excitation géotropique, car il s'explique fort bien dans la théorie mécanique par la transmission des tensions-compressions et leur atténuation de part et d'autre du point où elles sont le plus fortes.

L'écart qu'on observe fréquemment entre la direction du grand diamètre des organes excentriques et celle de la pesanteur vient également à l'appui du point de vue que nous défendons. Cette discordance se manifeste notamment dans les branches placées sous l'influence simultanée d'un redressement géotropique dans le plan vertical et d'une courbure phototropique orientée différemment. La résultante des deux accélérations unilatérales ainsi produites détermine la direction du maximum de croissance, soit celle du plus grand rayon de l'organe excentrique.

En expliquant l'excentricité de croissance par l'action combinée du « Schwerereiz » et du « Druckreiz » le second de ces facteurs modifiant l'effet du premier, tantôt en le renforçant, tantôt en l'amoindrissant ou en le neutralisant, les finalistes attribuent des réactions identiques (1) à des forces de nature tout à fait différentes qui sont : d'une part, l'excitation géotropique transmise à la manière d'un influx nerveux du lieu de perception (organe photo ou géosensible) au lieu de réaction (courbure corrélative), d'autre part, une force mécanique mesurable, tension ou compression.

Conformément aux résultats de nos expériences, nous croyons pouvoir expliquer la plupart des cas d'inégale rapidité de croissance en épaisseur dans les tiges et les branches non verticales par l'action antagoniste de tensions-compressions et par l'influence accélératrice ou retardatrice de ces forces sur l'activité du cambium.

L'effet produit variant non seulement *d'amplitude* mais de *sens* suivant l'intensité de ces forces, la majoration de croissance pouvant même se produire sur les flancs lorsque les tensions-compressions, dépassant une certaine limite, entravent ou ralentissent la formation du bois dans le plan vertical, on comprend la diversité des réactions attribuables aux facteurs morphogéniques que nous envisageons. Cette diversité est encore plus compréhensible si l'on songe que l'excentricité dépend en outre de la rapidité de croissance des organes en voie d'épaississement, de l'intensité de la circulation de l'eau et de son transport par le plus court chemin ; qu'elle dépend aussi de la grandeur relative des surfaces alimentées par la sève organique, lesquelles, augmentent sur le côté convexe des courbures, et diminuent sur le côté concave en même temps que varie la longueur de l'assise génératrice sur ces deux côtés opposés; enfin, qu'elle dépend également, dans une large mesure, de l'inégale sensibilité spécifique des diverses espèces ligneuses vis-à-vis des actions mécaniques sus-mentionnées.

---

(1) J'ai donné dans cette Revue (T. XXXII p. 273 et suiv.) les raisons qui m'empêchent de distinguer le « *bois géotrophe* » du *bois de compression* et de considérer la différenciation anatomique du bois chez les branches plagiotropes et dorsiventrales comme étant due à l'excitation géotropique, indépendamment des tensions-compressions qui l'accompagnent.

L'importance des forces d'orientation dans la croissance ne saurait être surestimée. Leur influence morphogénique s'affirme dès le début de la segmentation, elle domine toute la caryocinèse, et l'analogie que présentent les phénomènes de polarité organique avec ceux de polarité magnétique ou électrique, ne saurait être fortuite. La différence de comportement des deux pôles de croissance des végétaux vis à vis de la pesanteur n'est pas plus étrange que celle qui distingue les pôles magnétiques de nom contraire. Les propriétés différentes des tiges et des racines pourraient bien n'être que la conséquence de cette polarité générale et originelle qui se traduit dans l'embryon déjà, chez les tigelles et les radicules, ainsi que Letellier (1) l'a établi, par une différence de poids spécifique qui constitue sans doute une des raisons immédiates de leur différenciation ultérieure. Il n'est pas sans intérêt de remarquer à ce propos que, d'une façon générale, la radicule tournée du côté du micropyle se trouve, au point de vue de sa nutrition osmotique, dans des conditions différentes de celles du pôle tigellaire. Sans rabaisser le rôle de l'hérédité, cette mémoire des réactions répétées qui se traduit par la structure spécifique, on ne peut s'empêcher de penser qu'une pareille différence a pu être aussi la cause première de caractères de polarité qui se sont accentués dans la suite.

Le fait que certains organes (stolons, rhizomes, sont diageotropiques, d'autres agéotropiques, que d'autres enfin, comme les racines latérales des fèves par exemple, font un angle constant avec la verticale, n'infirme pas la relation générale qui existe entre l'orientation habituelle des tiges et des racines et la direction de la pesanteur, pas plus que les variations des propriétés magnétiques de certains métaux ou les perturbations de l'aiguille aimantée dues à l'influence de causes locales ou passagères n'enlèvent à l'orientation magnétique son caractère général.

Seulement, tandis que les variations qu'on observe dans les propriétés magnétiques des métaux s'expliquent par leur structure moléculaire et les changement qu'elle subit sous l'influence de causes connues (température, pression, combinaisons chimiques) nous ne connaissons pas les causes physiques du diagéotropisme ou celles qui déterminent l'inversion géotropique, nous n'en percevons que les causes écologiques ou la raison finale : c'est ce que nous exprimons en disant que l'organe est *adapté* à sa fonction.

---

(1) A. *Letellier*. Essai de statique végétale *C. R. Ac. Sc. Paris* T. CXV. 1892.

Il n'en saurait être autrement puisque l'adaptation exprime en somme la concordance entre la conformation d'un organe, et les facteurs physiques constituant son milieu biologique.

Mais dans ce façonnement du végétal par le milieu, dans cette interdépendance de la croissance et des conditions extérieures, une hiérarchie des facteurs physiques se manifeste, subordonnant les influences locales et intermittentes aux actions plus générales, constantes en force et en direction.

Cette subordination, qui s'observe en particulier dans les fonctions de nutrition vis à vis des phénomènes d'orientation dus à la pesanteur et à la lumière, trouve son expression dans les *corrélations de croissance*.

Considérées par beaucoup comme prouvant l'existence d'un sens de perception de la forme spécifique réglant le développement relatif des divers organes du végétal, les corrélations de croissance nous apparaissent plutôt comme la résultante de toutes les actions morphogéniques locales ou générales, convergentes ou antagonistes qui influent sur la plante.

⁂

Une théorie générale de la forme des végétaux ne saurait faire abstraction des faits que nous venons de relever. Parmi les influences morphogéniques qui règlent leur nutrition et leur croissance, il importe de préciser la part qui revient : 1° aux *forces d'orientation*, gravitation, radiation, et dans une moindre mesure à l'affinité chimique, aux courants électriques et magnétiques ; 2° aux *forces osmotiques* mises en jeu par la nutrition (1) ; 3° aux *forces mécaniques* engendrées par la croissance, et résultant de la pesanteur ; 4° enfin, aux *forces catalytiques*, auxquelles on peut attribuer les actions des

---

1. Nous n'envisageons pas, dans cette énumération les forces capillaires d'adsorption ou d'imbibition qui dépendent davantage de la constitution physique du corps végétal que des fonctions physiologiques de ses cellules vivantes.

enzymes et celles des hormones que certains auteurs considèrent comme des agents de transmission réglant les corrélations de croissance (1).

Nous ne nions pas que nombre de phénomènes, tels ceux concernant la biologie florale, la dissémination des graines ou le transport du pollen avec le concours d'insectes *adaptés* à cette opération, ne sauraient être expliqués d'une manière satisfaisante par des actions mécanique ou chimiques : c'est pourquoi nous n'envisageons dans cette étude que les caractères généraux de la forme des végétaux, leur type de symétrie et les déviations qu'il subit sous l'influence de facteurs morphogéniques dominants tels que la pesanteur et la lumière.

Si la solution à laquelle nous arrivons n'est pas définitive, il est du devoir du physiologiste de la parfaire en se maintenant sur le terrain de l'expérience plutôt que de recourir aux raisons d'utilité, modifiées par des causes mécaniques, elles-mêmes réglées par des excitations tropiques.

Laboratoire de physiologie végétale
de l'Ecole polytechnique fédérale, Zurich, janvier 1921.

---

(1) A ce propos, on peut se demander si de pareilles substances, à supposer qu'elles jouent le rôle qu'on leur attribue, ne seraient pas la conséquence plutôt que la cause des corrélations de croissance, lesquelles, ainsi que nous l'exprimons plus haut, peuvent-être envisagées comme la résultante d'actions morphogéniques concommitantes.

GÉOTROPISME ET SENSIBILITÉ

par **M. H. RICÔME**

(Suite)

3. Sur le mode d'action de la pesanteur

Les faits exposés permettent, au moins dans une certaine mesure, de se rendre compte de l'action de la pesanteur.

On a constaté dans la cellule la descente de grains d'amidon et d'autre corps figurés (Haberlandt, Nemec, Giesenhagen), dans des tubes mycéliens une accumulation du protoplasme du côté concave et une raréfaction du côté convexe (Kohl, Wortmann, Elfving, etc.). Cette répartition peut avoir des conséquences sur la nutrition de la membrane notamment, et déterminer ainsi une incurvation dans un tube mycélien par exemple. Mais comment ce phénomène interviendrait-il dans un massif cellulaire ? Par contre, une répartition d'eau inégale entre cellules homologues assurerait une inégalité de croissance. Or, nous allons voir que cette répartition de l'eau est une réalité.

La repartition de l'eau. — L'agent de la pesanteur est l'eau. L'action tropique de la pesanteur est nulle, limitée ou totale suivant la quantité d'eau.

On ne peut maintenir appliquée une tige que l'on couche sur un support incliné. La dilatation des cellules inférieures que nous avons signalée dans les rameaux d'inflorescence (1) est un fait général, à l'état normal lorsqu'ils sont très inclinés sur l'horizon, surtout à l'état expérimental lorsqu'ils doivent soutenir un léger poids supplémentaire. Les faits récemment signalés par Jaccard (1) en donnent une nouvelle preuve pour les branches d'arbres âgées, incapables de croissance longitudinale.

---

(1) H. Ricôme : *Ann. Sc. nat*, Bot. 1899.

Dans les régions en élongation, il y a incurvation, torsion si on empêche mécaniquement l'incurvation. L'élongation est influencée dans le même sens que la réplétion des cellules.

Dans la demi-tige supérieure et la demi-racine inférieure de nos expériences, pesanteur et osmose agissent dans le même sens et attirent l'eau vers le bas : l'incurvation vers le haut est énergique, rapide et dépasse la mesure normale. Dans la demi-tige inférieure et la demi-racine supérieure, l'action de la pesanteur tend à entraver l'action osmotique : l'organe s'incurve faiblement et lentement et le sens de l'incurvation dépend de l'importance relative des deux actions en présence.

Ainsi lorsqu'on incline un organe, intact ou mutilé, jeune ou âgé, l'eau afflue vers les cellules inférieures.

Quelle peut être la cause de cette répartition de l'eau ? La croissance dépend d'abord de la capacité de croissance de la substance vivante, sujet sur lequel on manque de données. Mais la croissance n'est possible que si la cellule est turgescente et si la pression de turgescence est supérieure à la pression extracellulaire.

La pression de turgescence. — La pression interne subie par la membrane qui enveloppe un espace clos, est due à la quantité d'eau contenue. Cette pression est nulle tant que l'eau n'occupe pas tout l'espace, qu'elle contienne ou non des molécules dissoutes. La pression de turgescence est sans aucun rapport nécessaire d'intensité avec la pression osmotique. Que l'eau soit attirée dans la cellule par l'osmose, les conditions mécaniques créées par la pesanteur ou toute autre cause, la pression de turgescence dépend de la quantité d'eau.

Grâce à la présence de corps dissous, la cellule peut emmagasiner beaucoup d'eau et acquérir une pression de turgescence considérable. Mais sans eau, la pression osmotique ne peut rien. La pesanteur ne peut rien non plus sans eau : son action tropique est plus ou moins intense suivant la quantité d'eau.

La pression extracellulaire. — Dans les faits déterminés par la pesanteur, on distingue aisément l'effet-poids et l'effet-tropisme.

---

(1) **Jaccard** : *loc. cit.*

L'organe est cohérent et forme un tout constitué de parties soumises aux lois habituelles des corps pesants (effet-poids). Mais ces contituants sont plus ou moins mobiles les uns par rapport aux autres et constamment en voie de changement, d'où la possibilité d'un déplacement relatif, d'où l'effet-tropisme. Il s'agit d'établir le jeu de ces constituants pour rendre compréhensible le géotropisme. Le géotropisme et ses manifestations infiniment variées et variables découlent de l'organisation de la cellule en un appareil de turgescence.

Examinons un cas où l'on puisse avoir une idée approximative de la déformation des cellules. Si l'on couche une tige, l'organe fléchit sous le poids ; il fléchit peu à cause de la résistance des membranes et de la quasi-incompressibilité de l'eau. Les cellules inférieures affaissées se raccourcissent et s'élargissent. Leur volume ne change pas, l'eau ne se comprimant pas. Seule la forme change : la cellule tend à s'arrondir. La surface diminuant, la membrane se détend grâce à son élasticité. Elle peut même devenir trop large, mais la cohésion de l'eau maintient son adhérence. La turgescence de la cellule diminue et peut s'annuler, d'où la possibilité de recevoir de l'eau, et nous savons qu'elle en emmagasine en effet.

Du côté supérieur, les cellules étirées longitudinalement et rétrécies voient leurs membranes détendues et leur turgescence accrue, ce qui tend à une expulsion d'eau hors de la cellule.

Cet ensemble de conditions est favorable à un déplacement d'eau du haut vers le bas, dans l'organe incliné. Les membranes par leur élasticité tendent à reprendre leur ancien état d'équilibre. Le renouvellement de l'eau facilite ce rétablissement. Il ne s'agit pas tant d'un déplacement effectif de l'eau verticalement qu'une répartition nouvelle de l'eau qui vient remplacer celle qui est évaporée ou consommée. Cette répartition doit se faire nécessairement en conformité avec les conditions où se trouvent les cellules.

Une fois la flexion première corrigée par le rétablissement de la turgescence des cellules inférieures (effet-réplétion), les cellules homologues se trouvent dans des conditions mécaniques externes et internes différentes ; la croissance est donc inégale (effet-tropisme).

Dans le cas où n'intervient pas l'effet du poids-mort, il n'en subsiste pas moins une différence dans les conditions mécaniques des tissus et la moindre différence doit déterminer une inégalité de croissance.

Le tropisme se poursuit tant qu'un état d'équilibre durable ne s'est pas établi entre les forces élémentaires modifiées par le changement survenu dans l'état des constituants dont les propriétés interfèrent : capacité de croissance du protoplasme, élasticité des membranes, imbibition du protoplasme et des membranes, attraction osmotique, circulation, position relative des substances contenues dans la cellule, pression mécanique réciproque des cellules.

On peut donc admettre comme mode d'action de la pesanteur l'effet-poids, autrement dit les conditions mécaniques internes, le trouble introduit dans l'équilibre mécanique des constituants soit par un changement d'orientation, soit par un changement de régime d'irrigation.

4. — Les conditions d'action de la pesanteur.

Depuis longtemps on s'accorde à voir, dans les réactions physiques des végétaux, le résultat de changements dans la forme et le volume des cellules. Par contre l'action des facteurs extérieurs, la relation entre leur mode d'action et les variations de forme et de volume des cellules, a paru inexplicable sans l'intervention d'une propriété spéciale de la substance vivante. Cela tient à la difficulté de répondre à la question suivante: comment un mode d'action unique peut-il aboutir à une si grande variété de réactions? C'est à cette question que nous essayons de répondre en ce qui concerne les réactions habituelles des tiges et des racines à la pesanteur.

L'état des cellules. — La racine et la tige se comportent constamment de façon inverse vis-à-vis des agents extérieurs. Enigme que l'on a vainement essayé de déchiffrer à l'aide d'une irritabilité de la substance vivante associée à une polarité de la plante.

Ni irritabilité, ni polarité ne peuvent être invoquées. Si l'on équilibre la racine de façon qu'elle pousse verticalement vers le haut (1), on ne constate aucun changement dans le mode et la rapidité de la croissance. L'irritabilité, si elle existait, serait mise en jeu successivement en tous sens, ce qui rétablirait l'équilibre artificiellement obtenu, mais le protoplasme n'en serait pas moins excité. Par conséquent on devrait trouver une différence dans la croissance de ces racines. Or si l'on a pris soin de tracer des traits équidistants, on observe que ces racines sont superposables à celles qui ont poussé en position normale. Comment d'autre part admettre une polarité, alors qu'une tige détachée et fixée en un point s'incurve en U ; la base se relève de même que le sommet.

---

(1) H. Ricôme : *C. R. Ac. Sc.* 1903, t. 137, p. 204.

En réalité, la racine réagit par la région de multiplication cellulaire, la tige par la région d'élongation cellulaire. L'état de la cellule à ces deux phases de son évolution est si profondément différent que la prépondérance passe du noyau au suc cellulaire dans l'accroissement. La réaction doit être différente ; elle est inverse. Etant donné la grande longueur de la région d'élongation, la tige couchée s'incurve vers le haut. Etant donné le peu d'importance de l'élongation, la multiplication cellulaire possède la part prépondérante dans l'orientation de la racine : elle s'incurve vers le bas quand on la place horizontalement ou obliquement.

La zone d'élongation bien que fort courte réagit comme celle de la tige, ainsi qu'on le voit dans les expériences sur des organes fendus en long. La demi-racine inférieure réagit comme la demi-tige supérieure et s'incurve fortement vers le haut, l'osmose venant en aide à la pesanteur. La demi-racine supérieure et la demi-tige inférieure réagissent faiblement et lentement, l'osmose contrecarrant la pesanteur. On ne peut attribuer ces réactions au phénomène omostique puisque les deux moitiés du même organe se comportent de façon tout à fait différente. Il faut donc les rapporter à la pesanteur. D'ailleurs, la région d'élongation de la racine s'incurve vers le haut, lorsqu'on détruit les cellules en voie de multiplication active par une piqûre axile du sommet (1).

Les régions en voie d'élongation s'incurvent vers le haut. Qu'il s'agisse de la racine ou de la tige, la réaction est la même et de même sens. Lorsqu'il en est autrement c'est qu'à l'effet de la pesanteur s'oppose l'effet de l'osmose ou que la quantité d'eau n'est pas suffisante pour que l'effet-tropisme puisse se produire.

Les régions où les cellules se divisent se comportent autrement parce que les phénomènes cellulaires y sont de toute autre nature. Les divisions et les cloisonnements sont liés aux conditions physiques de la cellule. On sait qu'Errera a pu rattacher les lois du cloisonnement de Sachs aux conditions d'équilibre des lames minces sans poids telles que les ont établies Plateau et van der Mensbrugghe.

---

(1) H. Ricôme : *C. R., Ac. Sc.*, t. 174, p. 830, 1922.

Le sommet de la tige se comporte-t-il comme celui de la racine ? Il est difficile de le démontrer à cause de la présence de feuilles à divers états de développement. Mais il faut remarquer que certaines tiges jeunes, à la germination, ont le sommet pendant. Dans la Fève par exemple, le fait est évident, même si la germination a lieu dans l'air : le sommet est rabattu contre la tige, dirigé vers le bas, tant que le géotropisme des premières feuilles ne le relève pas. A l'état adulte, dans les expériences de géotropisme, le sommet est tiré ou refoulé, suivant la position relative, par le pétiole qui prolonge la tige, toujours entraîné passivement.

Nous avons pu réaliser expérimentalement la dissociation naturelle du bourgeon dans des conditions telles que le sommet de la tige demeure réfléchi vers le bas, même au moment où la 7^e feuille est développée (Fèves à demi étiolées, recevant peu d'eau et transpirant peu). Le développement de chaque feuille provoque une perturbation momentanée dans le régime d'irrigation du bourgeon : le bourgeon se relève, puis s'infléchit de nouveau. A l'état normal, la présence de feuilles serrées masque le géotropisme descendant du sommet.

Les racines aériennes des épiphytes sont pendantes, malgré leur allongement intercalaire. Mais la tige principale des Cèdres ne devient verticale qu'assez loin de l'extrémité, les branches sont incurvées vers le sol, faute de la quantité d'eau nécessaire ; les derniers entrenœuds de *Cucurbita* poussent verticalement vers le sol par pénurie d'eau. Les racines aériennes doivent subir aussi une inhibition dans leur région d'élongation puisqu'elles absorbent l'eau par le voile et que cette eau est aspirée surtout par les tiges feuillées. Leur fonction chlorophyllienne tend aussi à les priver d'eau. L'expérience seule peut résoudre la question. Nous y voyons un phénomène analogue à celui qui coude vers le sol les tiges rampantes de *Cucurbita*, lorsqu'elles sont insuffisamment approvisionnées d'eau.

La conclusion à tirer de ces faits est que la tige se redresse à cause de la grande longueur de la région d'élongation, alors que la racine se dirige vers le bas à cause de la prédominance de la multiplication cellulaire sur l'élongation. L'action de la pesanteur porte sur tout l'organisme ; elle se manifeste dans les régions d'allongement par une réaction d'incurvation : l'incurvation est inverse pour les zones en état de division cellulaire et pour les zones en élongation. C'est ce qui oriente la racine et la tige en sens inverse.

La non-localisation de la sensibilité. — On croit la sensibilité localisée dans certaines cellules organisées pour la perception et distinctes des cellules qui effectuent la réaction motrice. Supposition inexacte, mais qui prête à une comparaison avec la sensibilité des animaux pourvus d'un système nerveux. On a poussé la comparaison jusqu'à parler du cerveau des plantes.

La racine décapitée est considérée comme insensible. Czapeck dit que l'expérience réussit toujours lorsqu'on ne supprime que les deux derniers millimètres. L'insensibilité apparente, l'absence de réaction visible, s'explique par le fait qu'on a laissé subsister une région où les cloisonnements sont encore actifs : l'effet sur la multiplication des cellules corrige l'effet sur l'élongation sans en triompher, sans déterminer une orientation vers le bas. La réaction, incertaine, est d'ailleurs troublée par la cicatrisation.

Dans les demi-racines, la réaction est des plus nettes et ne laisse aucun doute. La région d'élongation réagit à la façon de la région d'élongation de la tige. La réaction de la moitié inférieure rappelle celle de la moitié supérieure de la tige *et vice versa*. La différence entre les deux moitiés de l'organe, qu'il s'agisse de la racine ou de la tige, est une question d'accord ou de désaccord entre l'osmose et la pesanteur.

Il n'existe aucune localisation de la sensibilité en ce qui concerne la pesanteur. Les cellules à amidon mobile n'ont pas le rôle qu'on leur prête dans l'orientation. On les localisait dans le sommet de la racine considéré comme seul sensible et on localisait la réaction dans les quelques millimètres qui suivent. Or sensibilité et courbure s'étendent à toute la région en état d'allongement : la courbure commence par les deux premiers millimètres de l'aveu même de Czapeck; les suivants ne sont pas seulement actifs, mais encore sensibles, comme le montrent nos expériences.

Pour la tige, on localisait cellules amylacées et sensibilité dans l'endoderme. Or une branche, incapable d'allongement et d'incurvation, se soulève légèrement après la dislocation de l'endoderme par le développement du bois secondaire, après son exfoliation par le liège. La façon dont se comportent la grappe du *Phytolacca* et les rameaux de *Cucurbita* rend inadmissible l'intervention de statolithes.

Toutes les cellules de l'organisme sont sensibles à la pesanteur, et toutes réagissent, y compris les cellules adultes. Mais l'incurvation et la torsion sont nécessairement limitées aux régions susceptibles d'accroissement. Ces régions ne sont d'ailleurs pas nécessairement déformées par l'action de la pesanteur.

L'effet-poids, l'effet-réplétion, l'effet-tropisme. — Les organes se comportent comme s'ils échappaient aux lois de la chute des corps et l'on a attribué à la substance vivante, sous le nom d'irritabilité, la propriété de soustraire l'organisme aux conséquences physico-mécaniques de la pesanteur. La vision n'étant plus troublée par l'opposition entre la racine et la tige et par la localisation de la sensibilité, les faits apparaissent plus simples. Ils sont dus en grande partie à la répartition de l'eau.

Une région donnée soutient le poids des organes qu'elle relie au corps. Ce poids-mort tend à l'infléchir vers le bas. L'effet mécanique de ce poids, maximum en direction horizontale, diminue avec l'obliquité (comptée à partir de la verticale). Par conséquent un rameau qui soutient un poids en direction horizontale est à plus forte raison capable de le soutenir en n'importe quelle direction. Mais cela ne signifie nullement qu'il puisse le soulever. Le soulèvement suppose une croissance en ligne courbe, une incurvation. Or l'incurvation dépend du phénomène géotropique, du jeu des constituants de la région considérée.

Une branche se maintient horizontale malgré son poids parce que la fermeté des membranes disposées en alvéoles closes et la quasi-incompressibilité de l'eau en font un tout cohérent et peu déformable. Le premier effet de la pesanteur, l'*effet-poids*, sur cette branche est une déformation des cellules, l'organe s'affaissant et pliant légèrement sous le poids. La déformation est telle que les membranes sont détendues en bas, distendues en haut, que la turgescence est diminuée en bas, accrue en haut. Ces conditions permettent un déplacement partiel d'eau du haut vers le bas, grâce à l'élasticité des membranes qui tend à redonner aux cellules leur forme primitive. Et en effet une branche d'arbre ne reste pas appuyée sur un support fortement incliné. C'est là un deuxième effet de la pesanteur, effet indirect, l'*effet réplétion*.

Ainsi l'organe d'abord soutenu par la fermeté des membranes aidée par l'incompressibilité de l'eau, se trouve maintenant soutenu par la turgescence et par la turgescence répartie tout autrement qu'au début.

L'expérience nous apprend que les cellules inférieures s'allongent ou, si l'élongation n'est pas possible, se dilatent. Leur volume augmente. Tous les faits indiquent un afflux d'eau vers le bas. De là l'incurvation, l'*effet tropisme*.

Là où les effets de l'osmose et de la pesanteur concordent, l'incurvation est énergique (moitié supérieure de la tige, inférieure de la racine). Là où ils discordent, le résultat dépend de leur importance relative (moitié inférieure de la tige, supérieure de la racine) et le sens de la courbure en résulte. Dans la tige et la racine intactes, la distribution de la tension des tissus rend le phénomène plus complexe, mais il est possible de l'analyser en tenant compte des forces de tension.

(A suivre)

REVUE DES TRAVAUX DE BOTANIQUE
TROPICALE ET SUBTROPICALE
(1910-1919)

par P. CHOUX

Cette revue des principaux travaux de Botanique tropicale et subtropicale publiés de 1910 à 1919, sera consacrée plus particulièrement à la *Botanique appliquée,* c'est-à-dire aux végétaux tropicaux et subtropicaux dont les produits sont utilisés ou utilisables.

En raison de l'importance actuelle qui s'attache à la mise en valeur de notre empire colonial trop longtemps délaissé, et alors que le Gouvernement lui-même, en réorganisant le Conseil supérieur des colonies et en créant sa section économique, montre la nécessité d'organiser la production de nos colonies, nous avons cru opportun de résumer ainsi, d'après les recherches les plus récentes, l'état actuel de nos connaissances.

Cet exposé nous est apparu d'autant plus utile que les ouvrages généraux de botanique coloniale appliquée sont relativement peu nombreux et que les documents sur cette partie spéciale sont disséminés dans de très nombreuses publications françaises et étrangères. Un travail de condensation nous paraît donc nécessaire.

⁂

Parmi les ouvrages d'ensemble qui passent en revue les divers végétaux utiles originaires des pays tropicaux ou subtropicaux, et qui ont été publiés pendant la décade 1910-1919, nous ne pouvons guère citer que ceux de MM. Capus et Bois et de M. Jumelle.

L'ouvrage que MM. Capus et Bois (1) ont publié en 1912 fait l'inventaire de toutes les productions coloniales appartenant aux trois règnes végétaux, animaux et minéraux. Mais la partie la plus importante de l'ouvrage — celle qui nous intéresse ici — est consacrée aux produits coloniaux d'origine végétale, à propos desquels les auteurs passent en revue toutes les plantes exotiques susceptibles d'applications.

---

(1) Capus et Bois : *Les produits coloniaux : origine, production et commerce* (Armand Colin, Paris, 1912).

L'ouvrage de M. Jumelle est conçu dans un esprit un peu différent (1). D'abord l'auteur ne s'occupe que des plantes qui sont l'objet de soins culturaux. Puis il insiste surtout — et plus longuement que MM. Capus et Bois — sur les caractères botaniques, la culture et la préparation. Ce dernier paragraphe est, en outre, accompagné de très nombreuses figures, représentant les diverses machines employées, soit sur place, soit en Europe. Comme cet ouvrage a paru en huit fascicules, correspondant chacun à une ou plusieurs catégories de plantes, nous aurons l'occasion de reparler de chacun d'eux d'une façon plus détaillée dans le cours de notre revue.

A signaler encore le traité de *Botanique coloniale appliquée* de Dubard (2), qui est le cours qu'a professé ce regretté botaniste à l'*Ecole supérieure d'Agriculture coloniale*. L'ouvrage ne rappelle d'ailleurs pas les précédents. C'est surtout une étude descriptive, anatomique, physique, chimique et pratique des diverses sortes de matières utiles que nous pouvons tirer des végétaux coloniaux.

Ces ouvrages généraux ainsi signalés, il nous paraît maintenant nécessaire pour la clarté de l'exposé de classer les plantes tropicales utiles ou intéressantes en un certain nombre de groupes. Nous envisagerons donc successivement :

1° les plantes oléagineuses.
2° les plantes textiles.
3° les plantes à gommes et à résines.
4° les plantes à caoutchouc et à gutta.
5° les plantes alimentaires.
6° les plantes à sucre.
7° les plantes stimulantes.
8° les plantes à condiments.

---

(1) H. Jumelle : *Les Cultures coloniales* (2e édition, Baillière, Paris, 1913-1916).

(2) Dubard : *Botanique coloniale appliquée* Challamel, Paris, 1913).

A. — LES PLANTES OLÉAGINEUSES

Les plantes oléagineuses sont très répandues dans les pays chauds et constituent un des groupes les plus importants parmi les plantes tropicales utiles. L'industrie huilière française et européenne fait, en effet, un large appel aux oléagineux exotiques, les corps gras métropolitains étant insuffisants pour subvenir à son approvisionnement.

Parmi ces corps gras que nous pouvons trouver dans nos colonies, celui dont l'importance est pour nous la plus grande est l'*arachide*, qui constitue, en outre, la principale ressource de notre colonie du Sénégal.

Arachide.

L'ORIGINE de l'arachide a fait l'objet d'une étude de M. Courtet (1), qui passe en revue les diverses opinions émises sur ce sujet. De l'avis de l'auteur, la seule hypothèse qui semble devoir être prise en considération est celle de Robert Brown, d'après laquelle il n'est pas impossible que l'arachide soit indigène en Asie, en Afrique et en Amérique. Et cependant, l'opinion la plus généralement admise par les auteurs est que l'arachide, vraisemblablement d'origine brésilienne, aurait été apportée en Afrique au XVI^e siècle par les négriers portugais et introduite en Asie et en Malaisie vers la même époque.

En ce qui concerne le MODE DE VÉGÉTATION de l'arachide et sa CULTURE, M. Jumelle (2) a précisé plusieurs points importants et a ajouté aux données anciennement acquises le résultat des essais personnels, qu'il a fait à Marseille au champ d'expériences de la Faculté des Sciences, où la plante fleurit et fructifie parfaitement. M. Jumelle a montré notamment l'importance toute particulière de la *potasse* qui favorise le développement des graines, dont le poids s'élève par rapport à celui des gousses.

L'arachide n'est donc pas uniquement localisée dans la région tropicale. D'ailleurs d'autres essais ont montré que la culture de

(1) COURTET *L'arachide : examen sur l'origine*. Bull. de la Soc. Nat. d'acclimat de France, 1^{er} Nov. 1912, p. 667).

(2) JUMELLE : *Les cultures coloniales. Plantes oléagineuses*. Baillière, Paris, 1914, p. 64-79).

l'arachide est parfaitement possible dans les terrains sablonneux des Landes. (1).

De plus, l'arachide constitue une source de richesse très importante pour l'agriculture de la région de Valence. M. Pierraerts (2) a consacré à l'arachide espagnole un important article dans le *Bulletin agricole du Congo belge* de 1917. Il y insiste particulièrement sur la culture des deux variétés d'arachides que l'on trouve dans cette région, l'arachide à deux graines et l'arachide à trois-quatre graines. Il y joint quelques renseignements sur les usages et le commerce et donne les résultats de quelques analyses de ces arachides espagnoles, notamment en ce qui concerne leur composition chimique

Mais, sur le chapitre cultural, un des faits les plus saillants de la période 1910-1919 est le développement de la culture de l'arachide dans le sud des Etats-Unis et surtout dans les territoires infestés par les charançons du coton (3). Les superficies cultivées en arachides aux Etats-Unis ont en effet passé de 348.000 ha. en 1909 à 1.262.000 ha. en 1917. Ce qui, en outre, est surtout intéressant à considérer dans ce développement, ce sont les méthodes scientifiques et mécaniques de culture qui sont employées aux Etats-Unis (4). De grands soins sont apportés au choix et à la préparation du sol, à la question des engrais, à la présence de la chaux dans le sol. La préparation des graines de semence, l'exécution des semis, les façons culturales, les procédés d'arrachage et la récolte des gousses au moyen de machines à grand rendement sont également l'objet de toutes les préoccupations des Américains. Il y aurait là toute une série de pratiques qu'il y aurait grand intérêt à voir introduire au Sénégal.

C'est encore en Amérique que l'on a utilisé l'arachide pour la fabrication du BEURRE D'ARACHIDES, produit qui n'est pas connu depuis très longtemps en Europe, mais qui est très répandu aux Etats-Unis, où la consommation en est considérable. D'ailleurs le *Bureau of Plant industry* de Washington lui a consacré une brochure, où Beattie (1) indique le mode de préparation du produit et l'outillage nécessaire. En France, le *Journal d'Agriculture tropicale* (2) a fait connaître la fabrication du beurre d'arachides, dont l'industrie pourraît être introduite à Marseille où dans certaines régions de l'Afrique occidentale.

---

(1) A. Morel : *La culture de l'arachide dans la région landaise* (C. R. des séanc. de l'Acad. d'Agric. de Fr., T. III, 1917, p. 1131).

(2) Pierraerts : *L'arachide dans la region de Valence (Espagne)* (Bull. agric. du Congo belge, sept.-dec 1917, Vol. VIII, n° 3-4, p. 291).

(3) H. C. Thompson et H. S. Baclet : *Huile d'arachide* (Publié comme Farmers Bulletin n° 751, 4 Août 1916, U. S. Departm. of Agric.) (Analyse dans Bull. des rens. agric. de l'Inst. Intern. d'Agric. de Rome Janvier 1917, p. 87.) (Traduit dans Bull de la sect. des Mat. gr. de l'Inst. Col. de Marseille, n° 4, 1918).

(4) Publications du Départm. d'Agric. des Etats-Unis, Farmers Bulletin n° 431. — Farmers Institute Lecture n° 13, separate 748, Yearbook 1917. — Peanut in Hawai. Traduit dans l'*Arachide aux Etats-Unis* : culture, récolte et industrie ; publication du Comité d'action agricole coloniale, Paris, janvier 1921).

Parmi les utilisations nouvelles de l'arachide, il faut aussi signaler que des physiologistes américains (3) ont conseillé l'arachide dans *l'alimentation humaine*, en l'additionnant des éléments qui lui manquent, à savoir, certaines matières minérales et « l'aliment accessoire soluble dans les matières grasses » de Mc. Collum.

De même Holmes (4) a montré que l'arachide est relativement riche en lysine et en tryptophane et contient une protéine d'une grande valeur biologique et très digestible. Aussi n'hésite-il pas à recommander l'usage du tourteau pour l'alimentation humaine.

Le Gouvernement de Bombay allant plus loin a fait faire des biscuits et du pain avec du tourteau d'arachides mélangé à du lait et du bicarbonate de soude (5).

Nous savons, d'autre part, de source certaine, que pendant la guerre, à Marseille, la farine d'arachides a servi dans la panification.

Par ailleurs MM. Heim, Dechambre et Lepoutre (6) dans leurs recherches sur l'emploi des produits coloniaux dans l'alimentation du bétail ont entrepris des essais sur L'EMPLOI DU TOURTEAU D'ARACHIDES DANS L'ALIMENTATION DU CHEVAL comme succédané de l'avoine. Les recherches entreprises à la station zootechnique de Grignon avec le tourteau d'arachides Rufisque de bonne qualité ont été concluantes ; le tourteau d'arachides peut convenir parfaitement au cheval.

---

(1) BEATTIE : *Peanut butter* (U. S. Departm. of Agric. Bur. of Pl. Ind., Circ. n° 98, p. 14, Washingt., Oct. 14, 1912). Analysé dans Inst. Intern. d'Agric., Bull des rens. agric., janv. 1913, p. 138.

(2) Pedroso et la Rédaction du J. d'Agric. trop : *Le Beurre d'arachides* (J. d'Agric. trop., avril 1913, n° 142, p. 102).

(3) Daniels, Amyl et Longhlin, Rosamary (University of Wisconsin, Madison) dans The Journal of Biological Chemistry, vol. XXXIII, n° 2, p. 295-331, Baltimore, 1918. Analysé dans Inst. Intern. d'Agric. Bull. des rens. agric., juillet 1918, p. 916).

(4) HOLMES : Dans U. S, Departm. Agric., Bull. n° 717, Washington, 25 sept. 1918 (Analysé dans Inst. Intern. d'Agric., Bull. des rens. agricoles, juillet-sept. 1919, n° 810).

(5) *Emploi des tourteaux d'arachides dans l'alimentation humaine* (Bull. des Mat. grasses de l'Inst. Col. de Marseille, 1919 , n°. 6, page 257).

(6) HEIM, DECHAMBRE et LEPOUTRE : *Recherches sur l'emploi des produits coloinaux dans l'alimentation du bétail* (Bull. de l'Offic. col., janvier 1917., p. 44).

LA QUESTION DES ARACHIDES DANS LES COLONIES FRANÇAISES, et spécialement au Sénégal, nous paraît une des plus importantes à signaler. En effet, le problème de l'amélioration de la production a été plusieurs fois envisagé, de même qu'on a, à maintes reprises, indiqué la nécessité très urgente de remédier aux diverses causes de dégénérescence des arachides du Sénégal. Ce problème et la solution qu'il doit comporter ont été bien exposés dans un rapport de mission de M. Auguste Chevalier du 29 Mars 1913 (1). Le chef de la Mission permanente d'Agriculture coloniale constate d'abord qu'au Sénégal on assiste à une diminution du rendement et de la qualité de l'arachide. D'après M. Adam, directeur d'agriculture du Sénégal, on doit attribuer cette diminution non seulement aux dégâts causés par les insectes, mais aussi aux trois causes suivantes : épuisement du sol (parce que les indigènes appauvrissent le sol sans rien lui restituer comme engrais ou amendements), diminution des pluies (conséquence du déboisement), envahissement des sables mobiles dans les régions du Nord. On doit, pour développer cette culture, suivre l'exemple de la Malaisie, qui a su créer des stations expérimentales pour l'étude des végétaux constituant sa richesse. Cette station expérimentale de l'arachide devra s'occuper de tout ce qui peut améliorer la culture : sélection des semences, perfectionnement des instruments et des procédés de culture etc.... de même qu'elle devra s'attacher à la lutte contre les ennemis de l'arachide. Ce dernier point a été exposé avec plus de détail par le même auteur dans le *Journal d'agriculture tropicale* (2). M. Chevalier y montre que l'arachide du Sénégal est sujette à un grand nombre de maladies. Il étudie plus particulièrement les insectes attaquant les arachides récoltées et ceux attaquant les arachides au cours de la végétation. Ces derniers sont les plus dangereux et peuvent causer de très grands dégâts. C'est ainsi qu'à Kaolack, en novembre 1912, des gousses fraîchement récoltées avaient 10 °/° de leurs graines avariées. Une espèce de termite se rencontre généralement à l'intérieur des gousses ainsi attaquées Il se peut d'ailleurs que ces termites envahissent seulement les gousses dont d'autres insectes, comme de petits coléoptères du genre *Scydmænus*, ont déja commencé l'attaque (1).

---

(1) Journal officiel de la R. F. du 11 Avril 1914. — L'expansion coloniale, 1er juillet 1914, p. 174.

(2) Aug. CHEVALIER : *Les maladies et les ennemis de l'arachide* (J. d'Agr. trop., 31 Mars 1913, n° 141, p. 72).

Cependant, d'après M. Azémard (2), les dommages causés dans l'ensemble de la production sénégalaise par les insectes, sur lesquels M Chevalier a attiré l'attention, sont localisés dans une aire de culture assez restreinte et ne constituent pas un facteur sensible de dépréciation. C'est donc, en définitive, l'étude de l'arachide au point de vue de l'amélioration de la culture qu'il importe surtout d'envisager.

Et c'est ce qu'a fait la station d'études créée en mai 1913 à M' Bambey dans le Baol sur la demande de M. Chevalier. Les premiers résultats obtenus ont été mentionnés par M. Yves Henry (3) qui a montré notamment que, toutes choses égales d'ailleurs, *le rendement est fonction de la profondeur de travail du sol*, alors qu'avec l'hilaire l'indigène se contente de remuer superficiellement ce sol.

La question de l'amélioration de la production a encore été reprise et précisée par M. J. Adam (4) dans l'ouvrage publié sous la direction de M. le Professeur Perrot à l'occasion de l'exposition internationale du Caoutchouc et des Grands produits coloniaux de 1914. Après quelques pages consacrées à l'histoire économique de l'arachide dans les colonies françaises, l'auteur y décrit la culture indigène et ses moyens primitifs, le commerce ou traite des arachides, les ennemis et parasites de la plante et la production. Pour augmenter cette dernière, la répression des fraudes, la sélection des semences et le perfectionnement des méthodes de culture lui apparaissent comme les moyens les plus appropriés.

---

(1) Voir encore sur le même sujet : J. Adam : *Conditions actuelles de la culture de l'arachide au Sénégal* L'Agric. prat. des pays chauds, déc. 1913, p. 325)

(2) Azémard : *Les insectes parasites des arachides du Senégal* (Agronomie col., 1re Ann., n° 10, 30 Avril 1914, p. 106).

(3) Yves Henry : *Contribution à l'étude de l'arachide en A. O. F.* (Agronomie col., 2me ann. juillet, aout et sept.-oct. 1914).

(4) J. Adam : *L'arachide dans les colonies françaises*, in. *Les grands produits vegétaux des colonies françaises.* (Paris, Emile Larose, 1915).

Un très intéressant rapport a été encore fourni par M. Roubaud (1), chef des Travaux de l'Institut Pasteur, chargé en 1915 sur la proposition de M. Chevalier d'une mission relative à l'étude des dégâts commis par les insectes et des conditions de la dégénérescence des cultures. L'auteur signale que la dégénérescence des arachides sénégalaises est due à trois facteurs : épuisement du sol, action de la sécheresse, action des insectes parasites. L'un des plus redoutables de ces parasites est un termite, qui ne forme pas de termitières apparentes, mais vit dans les sables des cultures, l'*Eutermes parvulus*. Les mesures à prendre pour améliorer les rendements sont à la fois d'ordre cultural et d'ordre commercial : lutte contre la sécheresse, préparation des terrains à culture, développement de la culture des variétés hâtives, lutte contre les insectes dans les dépôts et les magasins.

L'arachide a fait également l'objet des préoccupations attentives du Congrès d'agriculture coloniale de 1918. Les rapports présentés ont surtout concerné les mesures à prendre pour l'amélioration et, l'extension des cultures dans notre colonie du Sénégal. M. Adam (2), complétant les idées déjà plusieurs fois exprimées par lui, conseille le développement des voies de communication, la sélection des semences, l'amélioration des méthodes de culture, la répression des fraudes, la surveillance des peuplements forestiers, l'aménagement de points d'eau, la stabilisation des cours de l'arachide (3).

Enfin, l'organisation systématique du décorticage des arachides apparait aussi comme un des facteurs importants de l'intensification de la production. M. Mathon (4) à la suite des suggestions de

---

(1) E. Roubaud : *Les insectes et la dégénérescence des arachides au Sénegal* (Annuaires et Mémoires du Comité d'études historiques et scientifiques de l'Afrique occidentale française, 1916).

(2) J. Adam : *Développement et amelioration de la production de l'arachide au Sénégal* (Compte-rendu des trav. du congr. d'Agricult. col. de 1918, T. II, Oléagineux, p. 117).

(3) Voir aussi J. Adam : *L'arachide* in. *Matières premières africaines par* Y. Henry (Paris, Emile Larose, 1918). — Voir encore *L'arachide et le Palmier à huile en A. O. F.* (Bull. de la sect. des Mat. gras. de l'Inst. Col. de Mars., 1919 n° 1).

(4) E. Mathon : *Rapport tendant au décorticage des arachides du Sénégal* (Inst. Col. de Mars., Sect. des Mat. gras., Bull. n° 2, 1917).

MM. Rocca et F. de Roux, les industriels bien connus à Marseille, a montré en 1917 les avantages que procurerait le décorticage sur place des arachides de l'Afrique occidentale, en raison de la pénurie de fret. L'économie de tonnage devait être de 56 %.

Mais cette économie de tonnage vaut également et peut-être plus encore pour les transports intérieurs, en permettant l'introduction de l'arachide dans des régions éloignées, pour lesquelles le prix du transport interdit l'exportation et par suite la culture (1). D'ailleurs ces suggestions ont été partiellement entendues et l'A. O. F. a exporté, en 1919, 75.413 tonnes d'arachides décortiquées, alors qu'auparavant elle ne nous envoyait que des arachides en coques.

Voir encore sur l'Arachide :

— *The cultivation, préparation and utilisation of the Ground Nut* (Bull. of the Imp. Instit., 1910, Vol. VIII, nº 2, p. 153).

— A. Poulain : *La situation de l'arachide dans l'Inde* (J. d'Agric. trop., juin 1910, p. 191).

— Beattie : *The Peanut* (U. S. Departm. of Agricult., Washington, 1911) (analysé dans J. d'Agricult. trop., bull. bibliogr., juin 1912, p. 83).

— Chevalier : *Essai de culture rationnelle de l'arachide dans l'Inde Anglaise* (J. d'Agricult. trop., 31 aout 1913, nº 146, p. 228).

— *Ground Nuts* (Bull. of the Imp. Inst., Vol. XI, nº 4, oct.-déc. 1913, p. 574).

— *Culture de l'arachide dans l'Uruguay* (Inst. Int. d'Agr., Bull. des rens. agric., mai 1916, p. 734).

— *Les protéines de l'arachide* (Inst. Int. d'Agr., Bull. des rens. agric., mars 1918, p. 320).

---

(1) F. de Roux : *Rapport général de la section des oléagineux* (Congrès d'agric. col. de 1918, T. II, Challamel, Paris).

(à suivre).

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
1re PARTIE : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

Lagenostomales. — Ce sont de petites graines (3, 5 à 8 mm.), munies ou non de cupules et offrant en commun certains traits d'organisation : le tégument est soudé au nucelle sauf dans la région apicale. Le nucelle à son sommet se transforme en un réceptacle plus ou moins piriforme ou lagéniforme pour la réception du pollen. Ce réceptacle ou *lagenostome* conserve souvent dans sa région centrale une colonne de tissu nucellaire, qu'entoure une chambre pollinique d'origine lysigène (cavité annulaire provenant de la séparation de l'épiderme nucellaire d'avec les tissus sous-jacents du nucelle). La partie supérieure du tégument autour du lagénostome est formée de plusieurs lobes plus ou moins concrescents et constituent le *baldaquin*. Chaque lobe reçoit un cordon vasculaire venu de la chalaze et dont le trajet se poursuit dans la partie profonde du tégument. MM. Oliver et Salisbury (1) distinguent trois séries de *Lagenostomales* : les *Physostomées*, les *Conostomées*, les *Lagenostomées*.

Physostomées. — Elles sont caractérisées, d'après MM. Oliver et Salisbury, par la séparation en segments de la région supérieure.

---

(1) Oliver and Salisbury : On the structure and affinities of the paleozoic seeds of the Conostoma group (*Ann. of Botany*, XXV, pp. 1-50; 13 figs. ; pl. I-III. january 1911).

libre d'avec le nucelle, de leur tégument. Ces lobes recouvrent un lagénostome spacieux qui s'ouvre par un petit orifice. Le sommet de la mégaspore se prolonge en une sorte de papille qui fait hernie dans le plancher de la chambre pollinique, structure comparable à la colonnette d'endosperme dans la chambre pollinique du *Ginkgo* ou des *Cordaites*. N. Arber a fait connaitre le *Ph. Kidstoni* des *Lower Coal Measures* du Lanarkshire. M. Oliver a de plus caractérisé une nouvelle espèce (*Ph. elegans*) dont les côtes et les tentacules ou lobes sont d'ordinaire au nombre de dix et sont couverts d'un revêtement dense de poils tubuliformes (1).

Remarquons que la chambre pollinique du *Ph. elegans* contient de nombreux grains de pollen qui offrent des traces d'un réseau cellulaire interne. M. Oliver a observé, dans l'intérieur et à côté de ces grains, des corpuscules subréniformes qui pourraient être des anthérozoïdes. L'auteur rappelle que Miss Benson a noté la présence de semblables corpuscules dans la chambre pollinique du *Lagenostoma ovoides* (2). La découverte d'anthérozoïdes ciliés chez les *Cycadées* et le *Ginkgo* rend assez vraisemblable cette interprétation.

On sait l'intérêt que peut avoir l'étude des grains de pollen trouvés dans les chambres polliniques des graines fossiles, quand il s'agit de les comparer à ceux des microsporanges. M. Birbal Sahni (3) avait cru pouvoir attaquer cette méthode en publiant une observation faite dans l'ovule de *Ginkgo*, à Montpellier. Ces ovules contenaient en effet plusieurs sortes de grains de pollen et pas un seul de *Ginkgo*. M. Oliver (4) est revenu sur la question : ce n'est que très rarement qu'on trouve des grains de pollen étrangers dans la chambre pollinique des graines paléozoïques. Chez le *Physostoma elegans* le pollen est en quantité et pur de tout mélange ; dans ce cas il lui paraît permis de conclure que les grains de pollen sont bien ceux de la plante même.

---

(1) F. W. Oliver : On *Physostoma elegans* Will., an archaic type of seed from the palæozoic rocks (*Ann. of Botany*, XXIII, pp. 73-116, 10 text-fig., pl. V-VII, 1909).

(2) M. Benson : On the contents of the pollen-chamber of a specimen *Lagenostoma ovoides* (*Bot. gazette*, XLV, p. 409, June 1908).

(3) Birbal Sahni : Foreign pollen in the ovules of Ginkgo and of fossil plants (*The New Phytologist*, XIV, pp. 149-151, pl. II, 1915).

(4) F. W. Oliver. Foreign pollen in fossil seeds (*The New Phytologist*, XIV, 6 and 7, pp. 220-221, June and july 1915).

M. Gordon (1) a décrit une nouvelle espèce du genre *Physostoma*, ou d'un genre voisin des *Calciferous sandstones* de Pettycur, Ecosse. Les coupes contiennent des sections de tige d'*Heterangium*, le *Conostoma ovale* et la graine en question, plus grande et plus arrondie que le *C. ovale*. Les processus tentaculaires, libres au sommet, enserrent plus étroitement la chambre pollinique que dans les formes de *Physostoma* jusqu'ici décrites.

Conostomées. — Graines anguleuses ou costulées, suivant la diagnose de MM. Oliver et Salisbury. Partie libre du tégument constituée de lobes plus ou moins fusionnés. Un véritable micropyle, formé par le tégument, conduit au lagénostome très réduit. Le tégument est pourvu d'un épiderme mucilagineux extrêmement développé dans la région apicale. MM. Oliver et Salisbury ont repris la description détaillée du *Conostoma oblongum* de Williamson et créé une nouvelle espèce *C. anglo-germanicum* qui se distingue par la présence de huit côtes, dont quatre vascularisées, plus proéminentes.

Il est très intéressant de noter que MM. Oliver et Salisbury (2) placent dans cette même série, à côté du genre *Lagenostoma*, le genre *Gnetopsis* de Renault et Zeiller.

« Lorsqu'il établit son genre *Gnetopsis*, B. Renault crut y voir un représentant des Gnétacées... La comparaison des Gnétales avec les *Gnetopsis* a été depuis reprise bien des fois. Elle est en effet séduisante... Cependant les dissemblances ne manquent pas ; aussi croyons-nous que les *Gnetopsis* sont plus voisins des Cordaitales ou plutôt des *Ptéridospermées* que des Gnétales. » (3).

Sans se dissimuler les différences qui existent entre les *Gnetopsis* et les *Conostoma* (aigrette plumeuse apicale, développement moindre de la papille d'endosperme dans le lagénostome chez les *Gnetopsis*), MM. Oliver et Salisbury soulignent ces ressemblances dignes d'être remarquées : même forme du lagénostome dans les deux genres ; le tissu lacuneux formé de grandes cellules disposées en lames parallèles dans le tégument des *Gnetopsis* est très voisin du tissu rayonnant, « blow-off » des *Conostoma*.

---

(1) W. T. Gordon : On a new species of Physostoma from the Lower carboniferous rocks of Pettycur (Fife). (*Proc. Cambridge. Phil. Soc.* XV, 5, pp. 395-397, 1910).

(2) Oliver and Salisbury op. cit. (*Annals of Bot.*, 1911, pp. 31-35, p. 33).

(3) Cf. O. Lignier et A. Tison : Les Gnétales (*Ann. Sc. nat. Bot.* XVI, p. 69, p. 176, 1912).

Les *Gnetopsis* ne sont pas confinés au Stéphanien. M. Kidston en a recueilli des empreintes dans le Westphalien anglais dès 1890 et nous en avons découvert ces dernières années dans le Westphalien du Nord de la France (1).

Lagenostomées. — Les graines de cette série ne sont guère anguleuses. Le tégument dans sa partie libre est formé de segments plus ou moins soudés. Le tube du lagénostome atteint la surface de la graine, une colonne de tissu nucellaire persiste au centre du lagénostome. Ce sont là les caractéristiques des *Lagénostomées*, dans l'acception de MM. Oliver et Salisbury.

Miss Prankerd a repris la description du *Lagenostoma ovoides* Will. (2) qui se distingue par certains détails de structure d'avec le *L. Lomaxi*. Elle n'a pas observé de traces de cupule. Les cellules épidermiques du tégument de *L. ovoides* sont plus courtes ; les grains de pollen qui peuvent atteindre une longueur de 90 µ, ne fournissent pas de preuves d'une structure pluricellulaire. Les archégones devaient être situées à la base de la chambre pollinique ; certaine coupe (et le même fait est signalé dans le *Sph. ovale* par Miss Benson) offre à la partie supérieure de la macrospore ou sac embryonnaire une masse opaque qui paraît marquer l'emplacement d'une archégone.

Près du genre *Lagenostoma* doit se placer une petite graine du Carbonifère inférieur de Pettycur, en Ecosse. Cette graine avait été décrite par Williamson sous le nom de *Conostoma ovale* et *C. intermedium*. Miss Benson en a repris l'étude et en fait un nouveau genre *Sphærostoma* (3). La chambre pollinique est plus grande mais de même forme que celle des *Lagenostoma*. Le lagénostome est presque hémisphérique ; les cellules épidermiques du tégument se prolongent en crêtes et entourent le micropyle d'une collerette. Une cupule comptant huit cordons vasculaires enveloppe le tégument dont la partie interne, voisine du nucelle, reçoit aussi huit cordons vasculaires.

---

(1) G. Depape et A. Carpentier : Présence des genres *Gnetopsis* et *Urnatopteris* dans le Westphalien du Nord de la France (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XLII, pp. 294-301, pl. XII, 1913).

(2) Theodora L. Prankerd : On the structure of the palæozoic seed *Lagenostoma ovoides* Will. (*The Journ. Linn. Soc.*, XL, *Bot.*, N° 278, pp. 461-490 ; sept. 1912).

(3) M. J. Benson : Sphærostoma ovale, a lower carboniferous ovule from Pettycur, Fifeshire, Scotland (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, L, pt I, pp. 1-15, pl. I et II, 1914).

Attribution des Lagenostomales. — Miss Benson conclut son mémoire sur le *Sphærostoma ovale*, en donnant des preuves de son attribution très probable à *l'Heterangium Grievii*, dont le feuillage est le *Sphenopteris adiantoides (Sph. elegans* auct.). On sait, depuis l'apparition du mémoire de MM. Oliver et Scott sur le *Lagenostoma Lomaxi* (1904), que cette graine appartient au *Lyginopteris oldhamia*, à feuillage sphénoptéroïde *(Sph. Hœninghausi)*

Il est de sérieuses raisons de penser que plusieurs de ces *Lagenostomales* sont les graines de *Sphenopteris*, appartenant aux groupes du *Sph. Hœninghausi* ou du *Sph. adiantoides*.

Les recherches sur le terrain ont d'ailleurs mis en évidence l'association, parfois très étroite, de petites graines munies ou non de cupules avec des feuillages sphénoptéroïdes.

Mais il importe de faire remarquer que, dans l'état actuel de la science, il n'est pas toujours facile de distinguer des empreintes de cupules séminifères d'avec certains microsporanges. On confondrait facilement par exemple les empreintes de microsporanges de genre *Diplotheca* Kidston avec des cupules de graines. Un critérium absolu serait de trouver la graine dans la cupule, de déceler la présence de microspores dans les organes mâles.

C'est sous cette réserve préalable que nous citerons quelques découvertes récentes. M. Johnson en Irlande (1), M. Gothan en Haute-Silésie (2), ont signalé l'association étroite d'empreintes cupuliformes, étalées en étoiles, avec le *Sph. Hœninghausi* (3).

M. Gothan a de même observé des organes étoilés (g. *Calymmatotheca* Stur) gisant dans les mêmes schistes que le *Sph. Bäumleri* Andr., dans la Haute-Silésie (4) et M. P. Bertrand a trouvé des cupules fermées avec ce même *Sphenopteris* dans le Westphalien du Nord de la France (1). M. Gothan (2) a récemment annoncé la découverte de cupules séminifères en connexion avec le *Sph. dicksonioides*.

---

(1) T. Johnson : A seed-bearing irish Pteridosperm... *(The scient. Proc. Royal Dublin Soc.*, XIII, pp. 1-11, pl. I-III, March 1911).

(2) W. Gothan, *op. cit. (Abhand. d. Kön. Preuss. geolog. Landes.* N. F. Hft 75, S. 59, pl. 17, fig. 2, 1913.

(3) Cf. A. C. Seward : *Fossil plants,* III, p. 52.

(4) W. Gothan, *op. cit.*, 1913, S. 64, Taf. 14, fig. 3.

E. Bureau (3) a fait connaître de petites cupules à 6 lobes consistants mêlées aux frondes du *Sph. Dubuissoni* Brgt., voisin du *Sph. Stangeri*, toujours dans ce même groupe du *Sph. Hœninghausi*. Nous avons depuis lors recueilli et décrit plusieurs empreintes de ces cupules séminifères sous le nom de *Lagenospermum crassum* (4).

Le genre *Lagenospermum* est de Nathorst (5). Ce savant comprend dans ce genre des petites graines ovales-oblongues, ornées de (six ?) côtes longitudinales et entourées d'une cupule. Nathorst a cité plusieurs exemples de *Lagenospermum* dans le *Carbonifère inférieur* du Spitzberg, entre autres le *L. Arberi* en association étroite avec l'*Adiantites bellidulus*. Ce *Lagenospermum Arberi* ressemble beaucoup à certaines fructifications du *Culm* de Mouzeil (Loire-Inférieure) (6).

Dans le *Wetsphalien* du Nord de la France nous avons trouvé des cupules à lobes aigus *(Lagen. acutum)*; certaines contenaient encore une graine. Nous les avons attribuées au *Sphenopteris striata* Goth. (*Sph. obtusiloba* auct. partim.) (7).

De la *Wetsphalian Series* de Grande Bretagne M. Kidston (8) a décrit plusieurs empreintes de *Lagenospermum* : *L. parvulum*, petite graine entièrement enveloppée dans une cupule ; *L. oblongum* à cupule quatre fois plus longue que la graine (2, 5 mm).

---

(1) P. Bertrand : Note sur la présence du Sphenopteris Bäumleri dans le terrain houiller d'Aniche *(Ann. Soc. Geol. du Nord*, XLIII, p. 164, pl. I, fig. 2, 1914).

(2) W. Gothan in *Zeitschrift d. Deutschen Geolog. Landes.*, Bd. 71, Nr. 5-7, 1919.

(3) E. Bureau : Flores fossiles, Bassin de la Basse-Loire (*Etudes des Gites Minéraux*, II, p. 255 et III, pl. X, 1913-1914).

(4) A. Carpentier : Fructifications du Culm de Mouzeil *(Rev. gén. de Bot.*, XXXII, p. 340 ; pl. V, fig. 4-9, 16, 1920).

(5) A. G. Nathorst : *Zur fossilien Flora der Polarländer*, I, Lief. IV, S. 29, Stockholm, 1914.

(6) A. Carpentier : in *Rev. gén. d. Bot.*, 1920, p. 338 ; pl. V, fig. 1 et 2.

(7) A. Carpentier : Sur quelques fructifications et inflorescences du Westphalien du Nord de la France *(Rev. gén. de Bot.*, XXIII, 1911, p. 2, pl. XII, fig. 1) — (*Mem. Soc. Géol. du Nord*, t. VII, II, p. 391 ; pl. X, fig. 8-12, 1913).

(8) R. Kidston *op. cit. Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, LI, pt III, n° 22, 1916, p. 719, pl. III, figs. 7, 7 a; text-fig. 2. — L, part I, n° 5, 1914, p. 160 ; pl. VII, figs. 1, 1 a, 2, 2 a ; text-fig. 8.

La plupart des graines classées dans le genre *Lagenospermum* se rattachent sans doute aux *Lagenostomales*, mais on ne peut les attribuer à tel ou tel genre de *Lagenostomales*, dont la classification repose sur des caractères anatomiques. C'est probablement aussi près des *Lagenostoma* et *Conostoma* que doivent prendre place des empreintes de graines minuscules que Nathorst a rapportées aux genres *Rynchogonium* Heer, *Boroviczia* Zalessky et à un genre nouveau *Thysanotesta*. Les graines de ce dernier genre, par leur aigrette apicale rappellent les *Gnetopsis* (1). Il est remarquable de rencontrer déjà ce type de graine dans le Carbonifère inférieur.

Trigonocarpales (2). — « Ce groupe comprend des graines à symétrie rayonnée appartenant pour la plupart à des Médullosées. La zone périphérique du nucelle est vascularisée et le nucelle est libre d'avec le tégument sauf à la base. » (2). Le genre typique est le *Trigonocarpus* Brgt.

Comme modèle d'étude d'une graine de *Trigonocarpées*, on peut citer la thèse de doctorat de M. Salisbury (3) sur le *Trigonocarpus shorensis*, sp. nov. de Shore Littleborough, des *Lower Coal Measures*. La graine à symétrie rayonnée mesure 4 cm. de longueur, se rétrécit insensiblement à sa base d'insertion. Le testa rappelle par sa structure le tégument des *Cycadées*, de *Dioon* (4), de *Bowenia* (5). Le *sclerotesta* est constitué intérieurement de fibres allongées dans le sens longitudinal, tandis que la zone externe est formée de fibres entrelacées dans tous les sens. Le *sarcotesta* épais, lacuneux, contient de nombreux canaux sécréteurs, comme celui des *Cycadées*. De même le système vasculaire est formé de six faisceaux mésarches tout à fait à la périphérie du sarcotesta et de faisceaux nucellaires. A partir de la chalaze le faisceau du pédoncule s'élargit en une coupe trachéale à la base du nucelle, donne douze faisceaux ou bandes vasculaires, qui par divisions répétées constituent les nombreux faisceaux mésarches lenticulaires situés à la limite interne du nucelle. Notons dans le tissu du nucelle la présence de nombreux canaux sécréteurs.

---

(1) Nathorst : *Zur fossilen Flora der Polarlander*, I, IV Lief. pp. 23-28, 33, 1914.

(2) Cf. D. H. Scott : *Studies in fossil botany*, 1909, pp. 450-463 — A. C. Seward : *Fossil plants*, III, pp. 318-352, 1917.

(3) E. J. Salisbury : On the structure and relationships of *Trigonocarpus shorensis* sp. nov. (*Ann. of Botany*, XXVIII, N° CIX, pp. 39-80, 8 text-fig., pl. IV, V.; January 1914).

(4) Ch. J. Chamberlain : The ovule and female gametophyte of *Dioon* (*The Botanical Gazette*, XLII, N° 5, pp. 321-355, 9 text-fig., pl. XIII-XV, Nov. 1906).

(5) E. M. Kershaw : Structure and development of the ovule of *Bowenia, spectabilis* (*Ann. of Botany*, XXVI, N° CIII, pp. 625-646, 16 text-fig., pl. LXI, July 1912).

Le *Trigonocarpus shorensis* se présente en association avec des pétioles de *Médullosées*, du genre *Myeloxylon*. M. Salisbury inclinerait à le rattacher à certain *Medullosa* (*M. anglica*) par exemple, tandis que le *T. Parkinsoni* pourrait être la graine de la tige connue sous le nom de *Sutcliffia insignis*.

M. Salisbury compare cette graine avec d'autres trouvées seulement à l'état d'empreintes : les graines du *Nevropteris obliqua*, telles que MM. Kidston et Jongmans nous les ont fait connaître (1) et qui proviennent du Westphalien du Limbourg (Bassin de Peel).

Tandis que les graines du *Nevropteris heterophylla* sont sessiles ou subsessiles comme le *Trigonocarpus Parkinsoni*, les graines du *N. obliqua* s'amincissent graduellement à leur base et sont portées par un long pédicelle. Les deux graines découvertes par MM. Kidston et Jongmanns occupent probablement les extrémités d'un axe à ramification dichotomique. Les empreintes de ces graines, par ces caractères, semblent conformes au type de *Trigonocarpus* représenté par le *T. shorensis*.

---

(1) R. Kidston F. R. S. et W. J. Jongmans : Sur la fructification de *Nevropteris obliqua* Bgt. (*Archives Neerland. Sc. Exactes et Nat.* Sér. III B, I, pp. 25-26, 3 fig. 1911).

(*à suivre*).

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES
DU
VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(suite)

4 — Association à *Cicendia filiformis* et *Stereodon arcuatus*

Ce groupement trouve son optimum écologique dans les petites dépressions argileuses ou argilo-sablonneuses, inondées l'hiver par les eaux météoriques et plus ou moins rapidement asséchées au printemps.

Ce type de station est surtout réalisé dans la dépression médiane des chemins qui sillonnent les plateaux d'argile à meulière et c'est là que l'association est à la fois la plus homogène et la plus riche (Tabl. XXI) ; on la rencontre également dans les chemins qui longent ou traversent la zone basale des sables de Fontainebleau ainsi qu'au bord des mares siliceuses des plateaux et dans les vides de la lande à *Ulex nanus*. En dehors des hautes buttes tertiaires, cette association est rare [argile à silex (bois de la Roche-Guyon) ; sables de Beauchamp (bois de Beaumont et de Nucourt)] ; la plupart des caractéristiques manquent alors et l'association n'est guère représentée que par des individus fragmentaires.

En dehors des plantes vasculaires énumérées au tableau XXI, cette association comporte une population muscinale nombreuse et riche en éléments spéciaux.

C'est ainsi que *Fossombronia Wondraczekii, F. Dumortieri, Scapania curta, S. dentata, S. gracilis, Mesophylla crenulata, Marsupella Funckii, Lophozia excisa, Archidium alternifolium, Ditrichum homo-*

Tableau XXI

ASSOCIATION A *CICENDIA FILIFORMIS* (ET *STEREODON ARCUATUS*)

Les relevés 1-12, tous des plateaux meuliers du Vexin français ; 1, bois de Vaux ; 2, tour de l'Hautie ; 3, la Chartre ; 4, Butte-Marisis ; 5, bois de Galluis ; 6, bois des Garennes ; 7, bois de Jambville ; 8, bois des Mares, C^ne de Villers-en-Arthies ; 9, bois de la Bucaille ; 10. Molière de Serans ; 11, Bréançon ; 12, Neuville-Bosc. Le relevé 13 provient de la forêt de Bray, près Forges-les-Eaux (S. I.) ; le relevé 14, qui m'a été communiqué par M. R. Gaume, provient de la forêt de Preuilly (Indre).

	ESPÈCES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	EXCLUSIVES														
Th	**Juncus Tenageia**	+	..	+	..	..	+	..	+	..	+	..	+	..	+
Th	*J. capitatus*	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Th	**Radiola linoides**	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	..	+
Th	**Cicendia filiformis**	+	+	..	+	+	+	+	+	..	+	+	+	+	+
Th	*C. pusilla*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+
	ELECTIVES														
Th	**Scirpus setaceus**	+	+	+	+	..	..	+	..	+	+	+	+	+	+
H	*Juncus tenuis*	..	+	..	..	..	..	+	..	..	..	+	+	..	+
Th	*Polygonum minus*	..	+	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..
Th	*Cerastium erectum*	+	+	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..
Th	*Trifolium micranthum*	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Th	**Centunculus minimus**	+	..	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	PRÉFÉRANTES														
H	**Carex leporina**	+	+	+	+	..	..	+	..	+	+		..	+	..
H	**C. Œderi**	+	..	+	..	..	..	+	..	+	..	+	+	+	+
Th	*Cyperus flavescens*	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..
H	**Juncus lamprocarpus**	+	..	+	+	..	+	+	+	+	+		..	+	+
Th (H)	**Peplis Portula**	+	+	..	+	..	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Th	*Spergularia rubra*	..	+	..	..	+	..	..	..	..	..	..	+	+	..
Chh	**Sagina procumbens**	..	..	+	..	+	+	+	..	+		+	+	..	+
H (Th)	**Hypericum humifusum**	+	..	..	+	+	..	+	..	+	+	..	..	+	+
Th	*Erythræa pulchella*	..	..	+	..	..	..	+	..	..	..	..	+	+	..
H	**Veronica serpyllifolia**	..	+	+	+	+	..	+	+	..	+	+	..	..	+
Th	*Limosella aquatica*	..	+	+	..	..	..	..	..		..		..	..	+
Th	*Plantago Coronopus*	+	..	+	..	+	..	..	..		..	..	..	..	..
H	*P. major minima*	+	+	+	..	..	+	..	..	+	+	+	..	+	..
Th	**Gnaphalium uliginosum**	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Th	*G. luteo-album*	..	+	..	+	..	..	..	..	+	..	+	..	..	+
H	**Anthemis nobilis**	+	..	+	..	+	+	..	+	+	+	+	+	+	+

Tableau XXI *(suite)*

	ESPÈCES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	ACCESSOIRES PRINCIPALES														
H	*Glyceria plicata*	+	+	..	..	..	..	..	+	..	..	+	+	..	..
H	**Agrostis canina**	+	+	+	+	..	+	+	..	+	+	+	+	+	+
Th	*Cyperus fuscus*	..	..	..	..	..	..	..	+	+	..	..	..	..	..
H	**Juncus conglomeratus**	+	+	..	+	..	..	..	+	+	+	+	..	+	+
Th	**J. bufonius**	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	..
H	**J. supinus**	+	+	+	..	..	+	+	+	.	+	..	..	..	+
Th	*Polygonum Hydropiper*	..	.	..	+	..	..	..	..	..	+	+	..	..	..
Th	*Sagina apetala*	..	..	+	..	+	+	..	..	..	..	..	..	..	..
H	**Ranunculus Flammula**	+	..	..	..	..	..	+	+	+	+	+	+	+	+
Th	*Tillaea muscosa*	..	+	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Th	*Trifolium minus*	+	..	+	..	+	..	..	+	..	..	..	+	+	..
H	**Callitriche vernalis**	..	..	+	+	..	+	+	+	..	+	+	+	..	..
H²	**Erythræa Centaurium**	..	+	..	..	+	..	+	..	+	..	+	..	+	+
H	**Brunella vulgaris**	+	..	+	+	..	+	+	+	..	..	+	..	..	+
H	*Mentha Pulegium*	..	..	+	..	..	..	..	..	..	+	..	+	..	+
H	**Scutellaria minor**	..	..	+	+	..	+	..	..	+	+	..	+	+	+
H	*Bellis perennis exigua*	+	+	..	..	..	..	.	..	..	..	..	..	..	..
H²	**Thrincia hirta**	+	..	.	+	+	+	..	+	..	+	..	+	+	..
Th	*Filago minima*	..	..	..	..	+	..	+	..	..	..	..	..	+	..

mallum, *Trichostomum brachydontium*, *Funaria obtusa*, *Bryum intermedium*, *Philonotis capillaris*, *Stereodon arcuatus* sont à peu près exclusivement cantonnés dans cette association.

Les espèces suivantes, tout en étant bien moins spécialisées, sont plus fréquentes ici que partout ailleurs.

Fossombronia pusilla
Lophozia exsectiformis
Cephalozia cuspidata
Cephaloziella rubella
Anthoceros punctatus
Pleuridium alternifolium
Dicranella Schreberi
Pohlia annotina
Catharinea angustata
Pogonatum aloides
P. urnigerum
Brachythecium glareosum

Enfin, on retrouve ici un certain nombre de Muscinées qui participent à d'autres associations et parmi lesquelles il faut retenir.

Riccia glauca
R. sorocarpa
Pellia epiphylla
Mesophylla scalaris
Cephalozia bicuspidata
Cephaloziella sp. pl.
Cincinnulus Trichomanis
Sphagnum Gravetii
Pleuridium subulatum
Ceratodon purpureus
Dicranella varia
Fissidens incurvus

Barbula Hornschuchiana
Ephemerum serratum
Mniobryum albicans
Bryum argenteum
B. bicolor
Philonotis fontana
Pogonatum subrotundum
Polytrichum juniperinum
Thuidium Philiberti
Acrocladium cuspidatum
Stereodon cupressiformis

Comme tous les groupements discontinus possédant une proportion importante de Thérophytes (ici plus de 50 $^{0}/_{0}$ du nombre total des espèces), l'association à *Cicendia filiformis* est très instable et l'on retrouve rarement, en une même place, d'une année à l'autre, des individus d'association identiques; sous la dépendance étroite de la quantité et de la répartition saisonnière des précipitations atmosphériques, l'association est surtout bien développée lorsque des alternances successives de sécheresse et de pluie se manifestent, les longues périodes pluvieuses ou sèches étant peu favorables au développement abondant de ces petites plantes annuelles.

Presque toutes les Thérophytes naines de l'association germent au printemps et poursuivent leur évolution en été ; cette évolution saisonnière est donc l'inverse de celle qui caractérise les Thérophytes des stations sèches.

A conditions météorologiques égales, le développement de l'association est indirectement lié, dans les chemins des plateaux meuliers, à l'industrie humaine. En effet, ces chemins servent surtout de passage aux tombereaux chargés de meulières et suivant la plus ou moins grande activité de l'extraction locale, ces chemins sont plus ou moins piétinés et le sol plus ou moins tassé.

Dans les chemins très fréquentés, l'association est souvent mal représentée et les éléments rudéraux ou messicoles sont fréquents tels *Chenopodium polyspermum, Matricaria inodora, Alchimilla arvensis, Poa annua, Plantago major.* Dans les chemins longtemps délaissés, l'association, peu à peu envahie par des espèces vivaces des associations contigues, lande à *Ulex nanus* ou pré siliceux à *Cynosurus*, s'efface et finit par disparaître.

Dans les sections boisées de ces chemins, l'association à *Cicendia filiformis* s'appauvrit également et se transforme ; dans les parties très humides où l'eau séjourne pendant la plus grande partie de l'année s'installe un groupement qui appartient plutôt à l'Aulnaie et où dominent les grands Joncs cespiteux *(Juncus effusus* et *J. conglomeratus)* accompagnés de *Ranunculus Flammula, R. repens, Polygo-*

num Hydropiper, *Galium palustre*, *Callitriche vernalis*, *Myosotis palustris* cf. *strigulosa*, *Carex pallescens*, *Hypericum Desetangsii*, *Scutellaria minor*, etc... ; les Muscinées sont localement dominantes, souvent à l'exclusion des plantes vasculaires et l'on observe des tapis étendus de *Scapania nemorosa*, de *Cephalozia bicuspidata*, de *Catharinea undulata* etc..

L'association à *Cicendia filiformis* et *Stereodon arcuatus* présente des affinités floristiques avec plusieurs autres groupements : grèves à *Bidens tripartitus*, association à *Montia rivularis*, *Cornepyhoretum*, moissons siliceuses à *Chrysanthemum segetum* et *Myosurus minimus*. Avec cette dernière association les rapports floristiques sont particulièrement étroits comme on le verra plus loin au paragraphe des associations messicoles

L'association à *Cicendia filiformis* et *Stereodon arcuatus* est répandue dans presque tout le bassin de Paris où elle est, comme dans le Vexin français, surtout commune dans les chemins et les sentiers des bois siliceux et des bruyères humides ; fréquente dans le Pays de Bray (Tabl. XXI, rel. 13), la Brie [116], la Sologne, la Brenne (Tabl. XXI, rel. 14), le Perche, le Hurepoix, elle se retrouve également dans la Montagne de Reims [157 ter, p. 71] et les Ardennes.

Dans l'Ouest de la France, cette association est répandue dans les Landes, en Vendée et en Bretagne (1) ; sous le nom de *Pusillæ-juncetum*, Gadeceau [112, pp. 117-118] a décrit au Lac de Grand-Lieu une association qui correspond exactement à celle que j'ai analysée ici et où il cite les espèces suivantes :

Juncus Tenageia, *J. bufonius*, *J. capitatus*, *Scirpus setaceus*, *S. Savii*, *Chenopodium polyspermum*, *Corrigiola littoralis*, *Illecebrum verticillatum*, *Montia fontana*, *Myosotis sicula*, *Cicendia filiformis*, *C. pusilla*, *Centunculus minimus*, *Lythrum hyssopifolium*, *Gnaphalium luteo-album*, *Radiola linoides*, *Cardamine parviflora*, *Sagina apetala*, *S. subulata*, *Gypsophila muralis*.

En Belgique, Massart [171, p. 210] signale sur les sables nus qui bordent les mares tourbeuses de la Campine, plusieurs des caractéristiques de l'association ; dans les bruyères humides de l'Allemagne du Nord, P. Gräbner [124] indique également la plupart des espèces distinctives du groupement.

---

(1) A noter que le *Stereodon arcuatus*, si répandu dans une grande partie du Bassin de Paris, manque ou est très rare dans l'Ouest de la France.

Comme l'*Ericetum Tetralicis* et la lande à *Ulex nanus* avec lesquelles nous la trouvons toujours en contact dans ce territoire, l'association à *Cicendia filiformis* est donc bien représentée dans l'Europe occidentale (continentale) ; mais tandis que beaucoup des caractéristiques (plantes vasculaires exclusivement) de la bruyère spongieuse à *Erica Tetralix* et de la lande à *Ulex nanus* ont une aire strictement limitée à l'Europe occidentale, les caractéristiques de l'association à *Cicendia filiformis*, petites plantes annuelles à évolution rapide, s'accomodent de climats bien plus chauds lorsqu'elles y trouvent des conditions édaphiques convenables : c'est ainsi par exemple que *Cicendia filiformis*, *Radiola linoides*, *Centunculus minimus*, *Trifolium micranthum*, *Juncus capitatus* se retrouvent dans l'Afrique du Nord (mares siliceuses de la forêt de la Reghaïa, près Alger).

Cette indépendance relative vis à vis du climat explique l'extension considérable des Thérophytes hygrophiles.

14. — ASSOCIATIONS SAXICOLES

Dans un travail classique sur l'écologie de la flore des rochers, M. Öttli [185, p 13] distingue deux groupes principaux de plantes saxicoles, les unes (*lithophytes*), qui s'installent directement sur la roche, ne comprennent que des Cryptogames, les autres (*chomophytes*), qui s'établissent dans les parties désagrégées et pourvues de terre végétale, soit dans les crevasses (*chasmophytes*), soit à la surface horizontale des rochers (*exochomophytes*).

Ces trois types écologiques existent ici, mais sur les rochers calcaires (les seuls qui soient bien représentés), les lithophytes seulement sont nombreuses et caractéristiques ; les chasmophytes sont réduites à quelques espèces dont aucune n'est spéciale, d'ailleurs, et qui se retrouvent sur les pelouses calcaires ; il en est de même des plantes qui végètent sur la surface terreuse des rochers.

Sur les murs, au contraire, les chasmophytes sont assez nombreuses et beaucoup sont caractéristiques. Ce sont pour la plupart des plantes introduites par l'Homme et naturalisées, d'où là une distinction essentielle qui peut justifier l'étude séparée des associations murales.

D'après la composition chimique du substratum rocheux, les associations saxicoles seront successivement étudiées sur les rochers siliceux et sur les rochers calcaires.

A. *Rochers siliceux*

Les blocs de meulière et les grès stampiens éboulés sur les pentes des hautes buttes tertiaires constituent, avec les grès auversiens (en place) épars dans les bois sablonneux de cet étage, les seules stations rocheuses siliceuses de ce territoire.

Suivant que ces rochers sont situés dans les bois ou dans les bruyères, la végétation muscinale et lichénique (1) qui s'y installe diffère sensiblement ; je distinguerai l'association des rochers siliceux découverts à *Hedwigia albicans* composée d'espèces héliophiles et l'association des rochers siliceux ombragés à *Isothecium myosuroides* où se groupent les espèces sciaphiles. Sur les blocs de grande dimension (rares d'ailleurs) dont les faces diversement exposées subissent des conditions très différentes de luminosité, de température et d'évaporation, les deux associations peuvent exister côte à côte ; d'autre part, lorsque les bruyères sont envahies par les arbres, on observe, sur les rochers, avec la diminution de l'éclairement, des types évolutifs intermédiaires entre les deux groupements.

1. — Rochers siliceux découverts à *Hedwigia albicans*

Mal représentée dans ce territoire par suite de la rareté du substratum qui lui convient, cette association comporte les Muscinées suivantes (2) :

EXCLUSIVES

Grimmia decipiens	R	*Rhacomitrium heterostichum*	PC
G. campestris	RR	*Hedwigia albicans*	R

ELECTIVES ET PRÉFÉRANTES

Dicranoweisia cirrata	C	*Rhacomitrium hypnoides*	R
Campylopus polytrichoides	RR	*Polytrichum piliferum*	CC

---

(1) Les plantes vasculaires qui peuvent s'établir sur ces blocs siliceux sont en très petit nombre et leur présence est le plus souvent accidentelle ; seul, le *Polypodium vulgare* est fréquent sur les rochers ombragés et densément tapissés de Mousses.

(2) La flore lichénique de ces rochers m'a paru assez pauvre dans son ensemble : celle des meulières se réduit à quelques espèces et, celle des grès, plus variée, ne présente nulle part le riche développement qu'elle acquiert sur les grès de la forêt de Fontainebleau ou de Villers-Côterets.

ACCESSOIRES PRINCIPALES

Frullania Tamarisci	C	*Grimmia apocarpa*	PC
Ceratodon purpureus	CC	*Rhacomitrium canescens*	PC
Dicranum scoparium	CC	*Bryum capillare*	C
Campylopus flexuosus	PC	*Polytrichum juniperinum*	PC
Grimmia pulvinata	R	*Stereodon cupressiformis*	CC

Certaines de ces espèces (*Ceratodon purpureus*, *Bryum capillare*, *Dicranum scoparium*) sont plus fréquentes sur la meulière dont les anfractuosités nombreuses se remplissent rapidement de débris organiques ; d'autres, au contraire, s'accommodent mieux de la surface unie des grès, ainsi les *Grimmia*.

Sur les blocs de meulière peu élevés au-dessus du sol, l'association est le plus souvent de courte durée, la surface des blocs étant rapidement envahie par les Lichens fruticuleux et les Mousses sociales des bruyères voisines.

Je rappelerai seulement pour mémoire les dispositions xéromorphiques qui s'observent chez les Muscinées de cette association, dispositions communes, d'ailleurs, aux Muscinées des autres associations établies en stations sèches et très éclairées (croissance en coussinet (*Grimmia* sp., *Dicranoweisia*), poils hyalins (*Rhacomitrium* sp., *Grimmia* sp., *Polytrichum piliferum*), cellules papilleuses (*Rhacomitrium* sp., etc.).

On peut reconnaître dans ce groupement, sous une forme très appauvrie, une association répandue dans les régions tempérées de l'hémisphère Nord. Dans le Bassin de Paris, des exemples classiques de l'association existent dans la forêt de Fontainebleau par exemple où les caractéristiques suivantes s'observent en outre : *Frullania fragilifolia*, *Orthothricum rupestre*, *Ulota Hutchinsiæ*, *Bryum alpinum*, *Grimmia trichophylla*, *Glyphomitrium polyphyllum*.

Il faut encore signaler ici le petit groupement muscinal (et lichénique) qui peuple les tuiles des toits ou des murs et qui comprend à la fois des espèces de l'association à *Hedwigia albicans* et des espèces du *Corynephoretum* ; *Barbula ruralis ruraliformis*, *Brachythecium albicans*, y coexistent avec *Dicranoweisia cirrata*, *Polytrichum piliferum*. C'est dans cette station seulement que j'ai observé le *Grimmia trichophylla*.

2. — Rochers siliceux ombragés à *Isothecium myosuroides*

Cette association est bien mieux représentée que la précédente et offre un assez beau développement sur les grès auversiens, en particulier (bois de la Tour-du-Laye, bois entre Cresnes et Neuville-Bosc, environs de Magny).

Le relevé suivant, qui provient des grands rochers grèseux du bois d'Archemont, près Magny, est un bon exemple de cette association :

Metzgeria conjugata
Plagiochila asplenioides
Lophocolea cuspidata
L. heterophylla
Madotheca lævigata
Lejeunea serpyllifolia
Mnium hornum
Polytrichum formosum
Isothecium myosuroides
I. viviparum
Isopterygium depressum
Plagiothecium silvaticum
Rhynchostegium confertum
Brachythecium populeum
Cirriphyllum crassinervium
Hylocomium brevirostre

La liste suivante complètera la composition floristique de l'association à *Isothecium myosuroides* telle qu'elle se presente dans ce territoire.

Lophozia gracilis	R	*Aulacomnium androgynum*	R
L. ventricosa	R	*Georgia pellucida*	R
L. exsectiformis	R	*Isopterygium elegans*	R
L. Lyonii	RR	*Plagiothecium denticulatum*	CC
Lepidozia reptans	R	*Stereodon cupressiformis*	C
Scapania compacta	RR	*Thuidium tamariscinum*	C
Frullania Tamarisci	CC	*Heterocladium heteropterum*	RR
Dicranum scoparium	CC	*Homalia trichomanoides*	PC
Campylopus flexuosus	PC		

Les espèces exclusives et électives sont en petit nombre par rapport au nombre total des espèces et je ne pourrai citer que *Metzgeria conjugata*, *Lophozia Lyonii*, *Scapania compacta*, *Heterocladium heteropterum*, *Isothecium myosuroides* qui se rencontre parfois à la base des arbres, *Rhynchostegium confertum* ; quand aux autres espèces, la plupart se retrouvent communément sur les talus siliceux et à la base des arbres.

En somme, les saxicoles obligatoires sont ici très peu nombreuses ; sur ces rochers où l'humus se forme assez vite, les conditions écologiques sont beaucoup moins sévères que sur les rochers découverts soumis à une insolation intense et où la spécialisation écologique des espèces est d'autant plus élevée.

B. *Rochers calcaires.*

Les associations de rochers calcaires ont ici un développement et une variété floristique de beaucoup plus considérables que les associations de rochers siliceux.

Naturellement mis à jour par le jeu de l'érosion, les bancs rocheux calcaires affleurent dans toutes les vallées; il suffira de rappeler les grands promontoires crayeux de la vallée de la Seine ou les gradins du calcaire grossier des vallées secondaires. Les nombreuses carrières ouvertes dans la craie et surtout dans le calcaire grossier ont encore multiplié les stations favorables à l'établissement de ces associations.

Je distinguerai trois groupements bien délimités :

1. — L'association des rochers calcaires chauds à *Grimmia orbicularis*.

2. — L'association des parois calcaires fraîches à *Mesophylla nigrella*.

3. — L'association des rochers calcaires ombragés à *Mnium rostratum* et *Seligeria pusilla*.

1. — Rochers calcaires chauds à *Grimmia orbicularis*

Les meilleurs types de cette association se rencontrent sur les pans crayeux inclinés et exposés au plein midi ; c'est dans ces conditions que l'association acquiert son développement optimal.

La liste suivante qui synthétise une dizaine de relevés faits entre Vétheuil et la Roche-Guyon renferme toutes les Muscinées (1) de l'association telle qu'elle est constituée dans nos limites.

EXCLUSIVES ET ELECTIVES

Hymenostomum tortile	PC	*Zygodon viridissimus rupestris*	RR
Trichostomum crispulum	R	*Orthothricum saxatile*	R
Grimmia orbicularis	C	*O. anomalum*	CC
G. crinita	R		

PRÉFÉRANTES

Tortula montana	R	*Barbula revoluta*	C
Didymodon luridus	C	*Crossidium squamigerum*	R

---

(1) Les Lichens qui jouent dans cette association un rôle capital au point de vue dynamique et physionomique n'ont pu malheureusement être étudiés en détail ; l'association décrite ici, comme celle des roches siliceux à *Hedwigia albicans* est donc incomplète.

ACCESSOIRES

Madotheca platyphylla	RR	*Tortula muralis*	CC
Ditrichum flexicaule	C	*Grimmia pulvinata*	CC
Fissidens cristatus	R	*G. apocarpa*	CC
Pleurochæte squarrosa	PC	*Homalothecium sericeum*	PC

Presque toutes ces Muscinées se retrouvent sur les rochers du calcaire grossier aux expositions chaudes, et plusieurs d'entre elles s'observent aussi sur les murs en pierres sèches calcaires.

Au point de vue écologique, il y a lieu de souligner surtout la dominance des Mousses en coussinet (plus des deux tiers) ; ce caractère xérophytique exprime le mieux les conditions si particulières de cette station.

Cette association est surtout remarquable par la présence de plusieurs espèces méridioniales qui sont ici près de leur limite septentrionale en France (*Grimmia orbicularis*, *G. crinita*, *Hymenostomum tortile*, *Crossidium squamigerum*, *Pleurochæte squarrosa* (1).

⁂

A côté de ces espèces, presque toutes saxicoles obligatoires, qui s'associent sur les faces les plus chaudes des rochers calcaires, on rencontre sur ces mêmes rochers, mais dans des conditions stationnelles différentes [155], un grand nombre d'autres Muscinées.

Sur la terre qui s'accumule à la surface horizontale ou faiblement déclive des rochers, végètent de nombreuses petites Muscinées qui participent ici au groupement signalé plus haut sous le nom de rochers gazonnés à Thérophytes et Chaméphytes, stade précurseur de l'association à *Festuca duriuscula* (cf pp. 170-171).

Je signalerai seulement les espèces suivantes, plus particulièrement liées à cette station, qu'elle se réalise d'ailleurs sur les rochers chauds ou sur le faîte terreux des murs ensoleillés :

Hymenostomum microstomum
Tortella inclinata
Didymodon luridus
Barbula fallax
B. Hornschuchiana
B. revoluta
B. convoluta
Phascum bryoides
Pottia lanceolata
Pterygoneurum cavifolium

---

(1) La présence du *Cirriphyllum (Eurhynchium) circinatum* aux Andelys sur des rochers crayeux (d'après M. le Dr F. Camus), ajoute une espèce méridionale à cette association.

Crossidium squamigerum
Aloina aloides
Encalypta vulgaris
Funaria calcarea
Bryum pendulum
B. torquescens
B. argenteum lanatum
B. cespititium

Beaucoup de ces Muscinées sont des espèces annuelles dont le développement et la sporose se font durant l'hiver.

Dans les fentes des rochers et sur les faces exposées au Nord et au Nord-Ouest, plusieurs grandes Pleurocarpes des pelouses et des rochers ombragés sont assez répandues sous des formes trapues ou condensées : *Neckera crispa falcata*, *N. complanata secunda*, *Campylium chrysophyllum tenellum*, *C. protensum*, *C. molluscum*, *Encalypta contorta*, etc.

C'est dans ces fentes que s'observe la seule plante vasculaire des rochers qui soit obligatoirement saxicole chasmophyte, l'*Asplenium Ruta-muraria*.

Prise dans son ensemble, la population muscinale de ces rochers calcaires ensoleillés comporte un mélange d'éléments méditerranéens et d'éléments montagnards qui se retrouve avec constance dons le Bassin de Paris, depuis le premier plateau du Jura jusqu'aux collines de l'Orne. La liste donnée par W. Watson [240] pour les rochers calcaires découverts du Sud de l'Angleterre montre que les associations analysées ici se retrouvent plus au Nord.

2. — Parois calcaires fraîches à *Mesophylla nigrella*

Dans nos limites, cette association est presque uniquement localisée sur les parois verticales ombragées et fraîches, des rochers et des galeries d'exploitation du calcaire grossier.

Bien qu'il ne comprenne qu'un petit nombre d'espèces, c'est un groupement très homogène, hautement individualisé par la présence de plusieurs Muscinées exclusives :

Mesophylla nigrella	CC
M. stillicidiorum	RR
Cephaloziella Baumgartneri	C
Tortula marginata	R
Leptobarbula berica	RR

auxquelles s'adjoignent, comme espèces électives et préférantes :

Eucladium verticillatum	C
Gymnostomum calcareum	PC
Didymodon rigidulus	R
Gyroweisia tenuis	PC
Rhynchostegiella tenella	C

et comme espèces accessoires :

Leptobryum piriforme	R	*Rhynchostegium murale*	PC
Tortula muralis	PC	*Campylium protensum*	R

Les conditions écologiques nécessaires à l'existence de ce groupement : faible illumination (ou tout au moins abri contre les rayons solaires directs), roche calcaire poreuse et fraiche, abri contre le gel (1), sont particulièrement bien réalisées dans les galeries d'exploitation du calcaire grossier, au voisinage des entrées ; l'association presente là son plus beau développement et elle y est complétée par la présence constante de nombreuses Myxophycées parmi lesquelles les *Glœocapsa (G. Magma, G. atrata, G. polydermatica)* sont surtout abondantes et caractéristiques ; localement, ces Algues tapissent les parois rocheuses de leurs innombrables colonies de couleur sombre, brun pourpre ou noir-olivâtre, qui confluent en plaques boursouflées atteignant plusieurs mètres carrés (carrières de Wy-dit-Joly-Village, de Genainville, de Nucourt, etc. ; « creutes » de Chérence). Il faut encore noter dans ce groupement, la fréquence et l'abondance locale d'une Chlorophycée, le *Trentepohlia aurea* qui donne aux parois rocheuses où elle domine une teinte rouge-orangée bien caractéristique (2).

Plus encore que l'association à *Grimmia orbicularis*, cette association est remarquable par l'abondance des éléments méditerranéens *(Mesophylla* sp., *Gymnostomum calcareum, Cephaloziella Baumgartneri, Tortula marginata, Leptolarbula berica, Rhynchostegiella tenella)* dont quelques uns sont ici à leur limite septentrionale.

Fréquente dans tout le Bassin de la Méditerrannée, l'association à *Mesophylla nigrella* se retrouve ça et là dans le Centre et l'Ouest de la France ; dans le Bassin de Paris, où elle ne dépasse guère vers le Nord les vallées de la Seine et de l'Aisne, cette association est surtout répandue dans les vallées du calcaire grossier, mais existe aussi sur la craie (dans la vallée du Loir, par exemple [93]).

(A suivre).

---

(1) En hiver, la température, dans ces galeries, est toujours de quelques degrés supérieure à la température extérieure.

(2) Le *Seligeria calcarea* qui existe seulement sur la craie, forme, sur les parois des marnières, des tapis purs très étendus et d'un vert sombre, qui se détachent de loin sur la roche nue. Avec plusieurs Myxophycées spéciales à la craie (*Phormidium foveolarum* en particulier) cette Mousse constitue ici un petit groupement à part.

Nemours.— Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon.

LE DÉVELOPPEMENT

DU *STIGMATEA ROBERTIANI* FRIES

par **M. Ch. KILLIAN**

Les feuilles vertes du *Geranium Robertianum* sont très souvent infectées par un Ascomycète, le *Stigmatea Robertiani* Fries. La présence de ce parasite se manifeste par des taches, situées soit à la face supérieure de la feuille, soit à la face inférieure, soit, ce qui est plus rare, des deux côtés. Parfois, exceptionnellement, ces taches sont bordées d'une zone rouge d'anthocyane qui les rend plus apparentes. En général, les plages envahies par le champignon, légèrement décolorées et mesurant 3 mm au plus, sont à peine visibles. Au centre de ces taches apparaissent des points noirs, très petits au début, qui s'accroissent bientôt ; ils sont souvent disposés en cercles concentriques. Finalement la plage ainsi circonscrite se décolore complètement.

Les symptômes de cette maladie apparaissent en été, d'autant plus tôt que la station est plus humide ; mais on ne rencontre habituellement de nombreuses taches foliaires qu'à partir de novembre.

Elles continuent à se former sur les feuilles adultes pendant tout l'hiver, surtout pendant les périodes plus humides que froides. La maladie disparaît finalement quand survient la sécheresse estivale.

Le développement du *Stigmatea Robertiani* a donc lieu de préférence pendant l'hiver, tandis que la plupart des Ascomycètes, parasites des feuilles, se développent du printemps à l'automne, et passent l'hiver à l'état de vie latente. Cette particularité est en rapport avec la biologie de l'hôte : le *Geranium Robertianum* reste vert et continue à végéter durant toute la mauvaise saison. Le parasite trouve donc de la nourriture disponible pendant toute l'année et, par conséquent, se passe de repos hivernal.

Une question se pose tout d'abord. Comment se fait l'infection ? Les observations antérieures de Ducomet (1) (1907), de Klebahn (2) (1918) nous renseignent sur ce point. Les filaments du champignon ne pénètrent pas dans l'intérieur des cellules foliaires. Le parasite se loge exclusivement à la surface du tissu épidermique. Il couvre ces cellules d'un plectenchyme continu se modelant étroitement contre les moindres anfractuosités. Ducomet, dont nous résumons l'exposé, suit pas à pas, sur des coupes tangentielles, la marche générale de son développement. Au début, les filaments primaires, flexueux, suivant les contours des cellules épidermiques, cheminent isolément au fond des dépressions intercellulaires. Bientôt ces hyphes produisent des rameaux latéraux qui se rangent parallèlement à leurs branches-mères. Il se constitue ainsi autour du centre de pénétration du premier filament germinatif une quantité de rameaux qui *prennent possession* du tissu. Après quoi la force expansive du thalle s'arrête et celui-ci rentre dans une deuxième phase qualifiée par Ducomet de *phase de remplissage.*

On voit, sur le côté des cordonnets primitifs, apparaître de nombreuses ramifications qui finissent par recouvrir complètement les cellules épidermiques, constituant un plectenchyme qui finit par provoquer la rupture de la cuticule. Le mycélium du *Stigmatea Robertiani* est donc très régulier, en général. Cette régularité est moins grande lorsque l'extrémité des hyphes rencontre, chemin faisant, un obstacle. Par la difficulté qu'elles éprouvent à se frayer un passage, il se forme d'irrégulières et nombreuses digitations, ébauches de ramifications qui n'aboutissent jamais à recouvrir complètement les cellules épidermiques.

PARTIE SPÉCIALE

Voici brièvement, suivant Ducomet et Klebahn, l'évolution du mycélium chez le *Stigmatea Robertiani*. Complétons leurs recherches par nos propres études. Le mycélium, vu en coupe transversale (Pl. 14 et 15, fig. 1), est formé de cellules régulièrement cubiques ayant un diamètre moyen de 2, 5 μ. Elles s'élargissent par endroits surtout vis-à-vis des parois radiales de l'épiderme (Pl. 14 et 15, fig. 1). Les cellules ainsi agrandies peuvent se diviser par des cloisons tangentielles au substratum. De ce fait, la couche plectenchymateuse est épaissie localement.

---

(1) Vital DUCOMET. Recherches sur le développement de quelques champignons sous-cuticulaires. Thèse Paris. 1907.

(2) H. KLEBAHN. Haupt und Nebenfruchtformen der Askomyceten. I. Te Eigene Untersuchungen Berlin, Verlag Gebr. Borntrager, 1918.

Or, ces épaississements, comme le fait remarquer Klebahn, représentent les premières ébauches des carpophores : on s'en assure en examinant de près leur développement, à la faveur de l'abondant matériel disponible pendant tout l'hiver. Le carpophore évolue régulièrement en périthèce ; pas plus que Klebahn, je n'ai pu trouver la moindre trace de fructification conidienne. Les conidies manquent complètement au *Stigmatea Robertiani*. Ceci est en rapport, nous le verrons plus tard, avec sa biologie très particulière.

Afin de découvrir le développement des carpophores du *Stigmatea*, j'ai fixé, à des intervalles réguliers et pendant tout l'hiver, des échantillons de feuilles parasitées. Le matériel ainsi traité a été monté dans la paraffine et coupé en séries. Les coupes, épaisses de 2 μ, ont été ensuite colorées à l'hématoxyline de Heidenhain.

Mes préparations m'ont révélé les faits suivants : le plectenchyme, dédoublé localement, comme nous l'avons signalé, forme de petits bourrelets. La figure 2 des planches 14 et 15 montre une de ces ébauches ; elle est formée de cellules qui sont isodiamétriques, à l'exception cependant de sa partie centrale ; deux cellules s'y distinguent nettement de leurs voisines par leur grandeur, la densité de leurs protoplasmes et le volume de leurs noyaux. Vers la périphérie de l'ébauche, les cellules diminuent insensiblement, et leur disposition devient irrégulière.

Cet état de choses est passager : en général, l'une des deux cellules centrales s'accroit plus que l'autre ; elle s'arrondit et comprime la cellule voisine. Elle est, dès lors, la *cellule mère de l'archicarpe*.

Remarquons cependant qu'il n'en est pas toujours ainsi. Très souvent les deux cellules s'accroissent en même temps et évoluent indépendamment en archicarpes.

Cette cellule, de caractère spécial, nous intéresse au premier chef. Elle constitue, à elle seule, par son développement rapide, un véritable foyer générateur. Nous en examinerons l'évolution qui est d'un intérêt tout particulier.

Uninucléée au début, elle double bientôt son noyau. Cette division nucléaire, se répétant à bref délai, est suivie de près de divisions cellulaires. La cellule mère, d'abord sphérique, se cloisonne par une membrane en verre de montre, orientée obliquement ; puis une nouvelle cloison se forme, oblique par rapport à la première, puis d'autres encore, somme toute, là où les cellules mères de l'archicarpe se sont divisées en une série de cellules filles disposées d'une façon absolument régulière. Les figures 3 a et 3b (Pl. 14 et 15) représentant deux coupes successives d'une même série, en donnent la preuve. Les deux cellules binucléées, situées au centre du carpophore, sont séparées l'une de l'autre par une cloison, oblique par rapport au plan du dessin ; les autres cellules, sphéro-triangulaires, visibles dans la coupe 3b sont, comme ces premières, disposées en éventail. Toutes ces cellules ne peuvent plus, dès lors, être confondues avec leurs voisines plectenchymateuses.

Dans ce plectenchyme une différence se manifeste entre les couches internes, inaltérées et les couches externes ; les membranes de ces dernières s'épaississent beaucoup et prennent une teinte brune. Cette couche de cellules épaissies constitue une véritable coque protégeant les tissus délicats qu'elle recouvre. De l'autre côté, vers l'épiderme foliaire, le carpophore se délimite par un plectenchyme continu. Cette couche d'ailleurs, dépassant les limites du carpophore, s'étend sur toute la surface épidermique. Elle correspond au thalle végétatif du *Stigmatea*, décrit plus haut (Pl. 14 et 15, fig. 1).

Revenons à présent sur le point qui nous intéresse le plus : l'évolution de l'archicarpe. Si l'origine commune de ses cellules était évidente jusqu'à présent, elle l'est moins à l'avenir. On s'en assure en comparant la section tangentielle que représente la figure 3 à la coupe radiale suivante (Pl. 14 et 15, fig. 4). Il est facile d'identifier l'archicarpe par son contenu cellulaire et sa disposition très régulière en éventail. Chacun de ses éléments s'est beaucoup accru et se trouve par suite plus ou moins séparé de ses voisins. A part cela, les tissus du carpophore n'ont pas beaucoup changé d'aspect. Les cellules corticales, caractérisées par leurs épaisses membranes brunes, et leur faible contenu protoplasmique, se distinguent mieux du plectenchyme central.

Remarquons en passant que, malgré l'agrandissement du carpophore, l'action du parasite sur les cellules épidermiques est peu prononcée. Ces dernières sont plasmolysées par endroits, puis les chloroplastes du tissu lacuneux, privés de lumière sont moins volumineux qu'à l'état sain. Mais l'ensemble des tissus ne souffre nullement de l'action parasitaire.

Je n'y insisterai plus dans mes dessins.

Il se passe, au contraire, des choses curieuses dans les cellules de l'archicarpe, comme le montre la figure 5 (Pl. 14 et 15). La plus interne d'entre elles s'est élargie plus que les autres restées trapues. Celles-ci, comme le démontrent d'autres préparations, se sont plutôt effilées.

La transformation définitive de l'archicarpe en ascogone même s'effectue rapidement. La figure suivante (Pl. 16 et 17, fig. 6) nous en rend compte. La cellule centrale de l'archicarpe, l'ascogone, comme nous l'appellerons désormais, s'est fort accrue et affecte une forme très singulière : nous la voyons coiffée, à son sommet, d'un petit prolongement. Celui-ci s'applique étroitement contre la cellule superposée, comme si elle voulait l'englober.

S'agit-il d'un début de fusion entre l'ascogone et une anthéridie peu différenciée encore ? Rien ne nous permet de l'affirmer, puisque à ce moment il n'existe pas de communication entre les deux cellules en question.

Tous les autres éléments de l'ancien archicarpe, qui se groupaient autour de l'ascogone, se sont allongés. J'ai pu les identifier dans les coupes voisines. Il en est de même des cellules plectenchymateuses qui remplissaient le carpophore. Elles s'effilent toutes considérablement et se séparent les unes des autres ; grâce à cela, ce tissu, d'abord massif, se transforme en un système de paraphyses. La figure 7 (Pl. 16 et 17) le montre bien. Les éléments à l'intérieur du carpophore sont complètement dissociés et effilés, à l'exception cependant de deux cellules : de l'ascogone que nous identifions à gauche et d'une cellule plus allongée, située à droite. Au sommet de l'ascogone, vers la droite, on reconnait le petit prolongement décrit précédemment. Celui-ci se continue directement dans une cellule effilée appliquée du côté droit de l'ascogone. La nature particulière de cette cellule ne peut plus être contestée, cette fois-ci. Elle se détache nettement, par sa forme et son contenu plus dense, de ses voisines. C'est l'*anthéridie*.

Un second fait encore nous amène à lui attribuer ce rôle : c'est précisément sa fusion avec l'ascogone.

Une autre question est de savoir si la fusion cellulaire est suivie d'une transfusion des noyaux et si réellement nous avons à faire à une fusion régulière, sexuée. Ces deux points établis démontreraient incontestablement qu'il s'agit de la *fécondation de l'ascogone par l'anthéridie*.

Examinons d'abord le premier : *La fusion entre les deux cellules est tout à fait régulière* : aucun doute ne peut subsister. J'ai réussi à confirmer une douzaine de fois cette observation capitale.

En ce qui concerne l'autre question, je n'ai pu la décider par une preuve directe. J'ai cependant pu établir les faits suivants : le nombre des noyaux de l'ascogone est de deux, au moment de sa fusion avec l'anthéridie. Ces noyaux, d'après ce qu'on a constaté dans d'autres cas, doivent pénétrer rapidement de l'anthéridie dans l'ascogone, où ils se multiplient par division nucléaire. De toute façon, l'anthéridie, vidée de ses noyaux, disparaît complètement après la fécondation. Seul l'ascogone, devenu polynucléé, poursuit son développement ; il atteint alors rapidement sa maturité, évoluant en fruit mûr.

Il suffit, pour s'en rendre compte, de comparer la figure 8 à la précédente. Le carpophore, comme dans cette dernière, renferme deux ascogones qui se développent indépendamment l'un de l'autre. L'ascogone gauche, mal orienté, ne nous intéresse pas. Celui de droite est remarquable par l'irrégularité de son contour et par le nombre de ses noyaux. Tous ses noyaux se sont portés à la périphérie de la cellule. Groupés par paires, ils immigrent dans des petites excroissances formées sur le pourtour de l'ascogone. La nature de ces excroissances ressort de leur développement. Elles se transforment directement en asques et ne sont, par conséquent, autre chose que des *hyphes ascogènes*. Leur apparition représente la dernière phase dans la métamorphose de l'archicarpe en ascogone mûr.

Cette transformation d'ailleurs, est radicale, car aucun des anciens éléments ne subsiste plus sous son ancienne forme. Toutes les cellules de l'archicarpe, sauf les cellules mâle et femelle proprement dites, sont allongées en paraphyses, groupées en bouquet autour de l'ascogone. En même temps que les paraphyses, les hyphes ascogènes se multiplient rapidement. Etroitement accolées à leur cellule mère au début, elles s'allongent et la dépassent finalement. Cet allongement d'ailleurs est minime. Le carpophore de la figure 9 (Pl. 16 et 17) le démontre. On y reconnaît trois centres d'évolution, trois ascogones d'âge différent (1). Celui de gauche, moins avancé que les autres, a formé trois hyphes ascogènes dont l'une (au centre) est coupée en travers. Les deux autres peuvent être suivies jusqu'à leur origine. Ces deux hyphes ascogènes — voici un fait particulièrement intéressant — recourbent *dès leur naissance* leurs extrémités en crochet. La disposition de leurs noyaux est celle du classique « crochet d'Ascomycètes ». Quant à l'ascogone, il renferme une série de noyaux disposés tous à sa périphérie. Ces noyaux auraient vraisemblablement tous immigré dans des hyphes ascogènes formées ultérieurement.

L'ascogone s'épuise dans la production d'hyphes ascogènes ; la figure 10 (Pl. 16 et 17) nous le démontre. Vidé complètement, l'ascogone peut encore être identifié par sa forme et sa position : on en distingue vaguement les contours. Il a cessé d'exister dans la phase représentée dans la figure 9 à droite ; seules les hyphes ascogènes subsistent. Celles-ci se transforment à leur tour en proasques binucléés, dans lesquels s'effectue enfin la fusion des noyaux accouplés.

PARTIE GÉNÉRALE

Le *Stigmatea Robertiani*, que nous venons d'étudier, est intéressant à deux points de vue : à celui de son développement d'abord, et de sa biologie ensuite.

Son développement est particulièrement simple. A part les Erysiphées, on ne connaît pas d'Ascomycètes qui, par la simplicité de leur évolution, soient comparables au *Stigmatea Robertiani*.

Il existe cependant des cas qui se rapprochent du *Stigmatea Robertiani*. Parmi eux nous choisirons le *Dothidella Ulmi* et le *Cryptomyces Pteridis* dont nous venons de faire l'étude.

Anticipons tout d'abord que les trois champignons se distinguent par leur biologie : le *Dothidella* et le *Cryptomyces* sont des parasites *ectophytes* par leurs stromes conidifères, des *endophytes* par leur stromes ascifères, alors que le *Stigmatea Robertiani* est exclusivement ectophyte. Ces particularités retentissent d'ailleurs sur le développement et la morphologie des trois champignons et constituent leurs caractères *adaptionels*. Mais les trois espèces présentent aussi une série d'autres caractères, qui sont leurs caractères *d'organisation*. En comparant ces caractères, comme nous l'avons fait dans notre figure schématisée, on sera frappé par leur ressemblance.

---

(1) Le dessin, tel que nous le figurons, est combiné de trois coupes successives dont chacune renfermait une partie de carpophore.

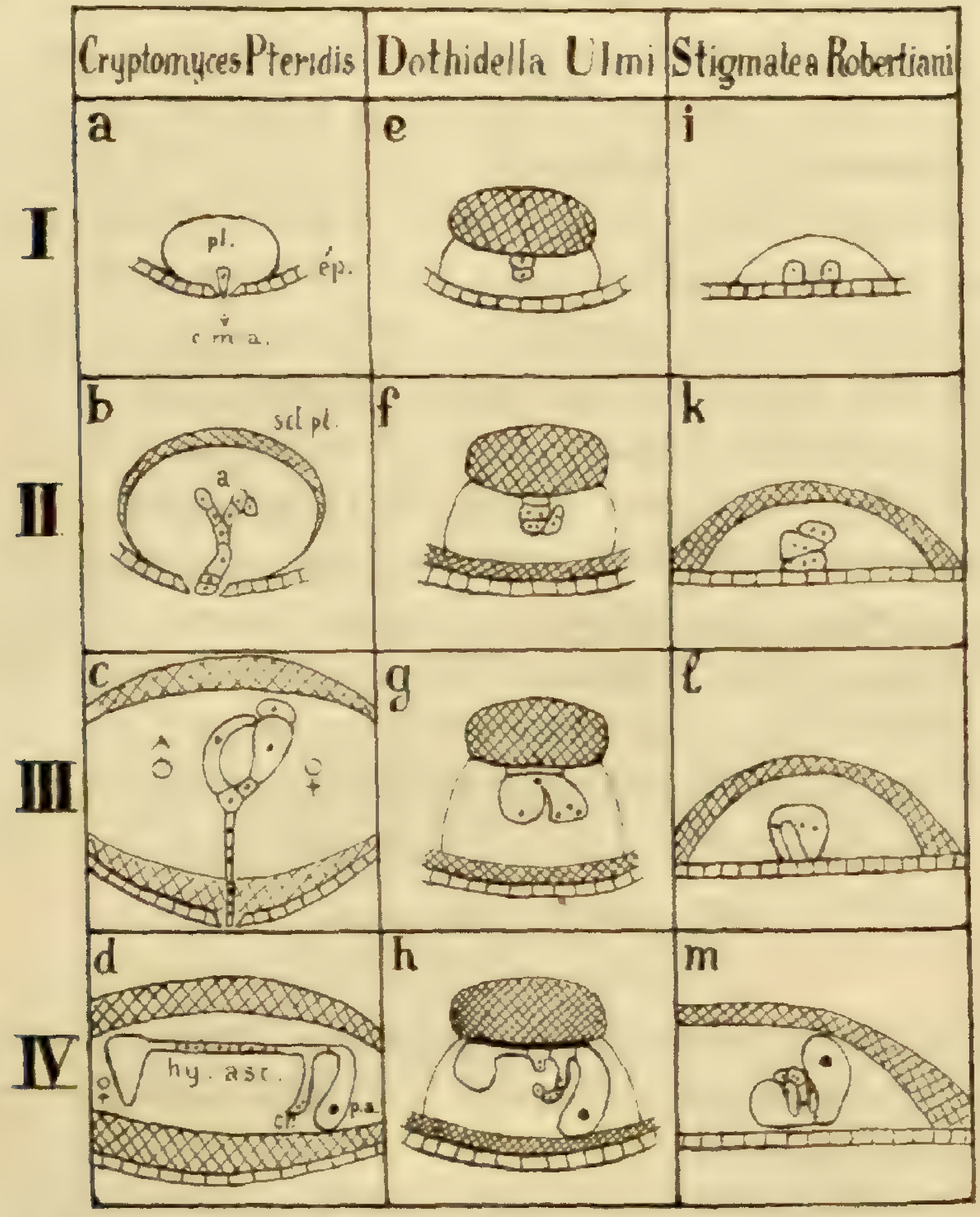

Cryptomyces Pteridis
Dothidella Ulmi
Stigmatea Robertiani
I
II
III
IV
a
e
i
pl.
ép.
c. m. a.
b
scl. pl.
a
f
k
c
♂
♀
g
l
d
♀
hy. asc.
cr
p.a.
h
m

Fig. 1. — I. Formation de la cellule mère de l'archicarpe (c. m. a) ; *ép.* épiderme de l'hôte, *pl.* plectenchyme.

II. Formation de l'archicarpe (a) ; *scl. pl.* scléro-plectenchyme.

III. Fusion de l'anthéridie (♂) avec l'ascogone ♀.

IV. L'ascogone (♀) donne naissance aux hyphes ascogènes hy. asc. formant les crochets (*cr*) et les proasques (*pa*).

Les faits suivants se dégagent de cette comparaison :

1 — La cellule mère de l'archicarpe s'ébauche toujours dans les parties les plus anciennes du carpophore. Prenons le *Cryptomyces* (I a, fig. 1).

a) Ce champignon, ayant pénétré dans son hôte par les stomates, forme dans la chambre stomatique même son carpophore et plus tard la cellule mère de l'archicarpe (c. m. a).

b) Le *Dothidella* développe d'abord un scléroplechtenchyme (I e, hachures croisées) au-dessous de l'épiderme de l'hôte à la surface duquel il ébauche la cellule mère de l'archicarpe.

c) Chez le *Stigmatea*, le carpophore prend naissance d'une couche plectenchymateuse sous-cuticulaire : dans les parties les plus anciennes de ce plectenchyme, là où il se dédouble, s'ébauche la cellule mère de l'archicarpe (I i, fig. 1).

2 — *a*) Chez le *Cryptomices*, la cellule mère de l'archicarpe se cloisonne par des parois transversales, se tranformant en filament allongé. L'ultime cellule de ce filament, par des divisions réitérées, donne l'archicarpe (II b, fig. 1).

b) Dans le *Dothidella* la cellule mère de l'archicarpe s'allonge aussi et se cloisonne par des parois transversales ; mais celles-ci sont très rapprochées. Il en résulte un filament court (I e, fig. 1). C'est encore la cellule apicale de ce filament qui se transforme en archicarpe (I f, fig. 1).

c) Enfin, chez le *Stigmatea*, la cellule mère de l'archicarpe ne s'allonge et ne se cloisonne plus (I i, fig. 1) ; elle se transforme directement en archicarpe (II k, fig. 1). Cette réduction successive de la cellule mère de l'archicarpe est parallèle à la réduction successive du carpophore qui s'effectue chez les champignons en question.

3 — *a*) L'*endostrome* du *Cryptomyces*, protégé à l'intérieur des tissus de son hôte, peut s'élargir considérablement ; dans ce tissu plectenchymateux étendu, la cellule mère de l'archicarpe peut s'allonger à volonté.

b) Le carpophore du *Dothidella*, quoique endophyte, est *limite* dans sa croissance : vers l'intérieur par un plectenchyme (sclpl.) massif, vers l'extérieur par l'épiderme cohérent de son hôte. L'espace disponible pour le développement de la cellule mère est donc restreint.

c) Le carpophore du *Stigmatea*, enfin, exposé librement sur un ectostrome, s'entoure, dès le début, d'une écorce massive qui diminue plus encore que chez le *Dothidella* l'espace disponible à la cellule mère.

Si après cela nous poursuivons le développement de cette cellule mère, les coïncidences sont plus frappantes encore. Des nouveaux faits d'un intérêt général se dégagent :

4 — La cellule mère de l'archicarpe se cloisonne régulièrement par des parois obliques, au nombre de deux ou trois. Les éléments ainsi délimités ont une disposition très régulière et typique (II b, f, k, fig. 1).

5 — *Deux* d'entre elles seulement ont un rôle actif dans la fécondation. L'une fonctionne incontestablement en ascogone, l'autre en anthéridie. Directement opposés chez le *Dothidella* (III g, fig. 1) et le *Stigmatea* (III l, fig. 1), l'ascogone (♀) et l'anthéridie (♂) sont plus éloignés l'un de l'autre chez le *Cryptomyces* (III c, fig. 1). D'autre part, le *Dothidella* se distingue des deux autres champignons par le fait que l'anthéridie et l'ascogone ne présentent pas de différence morphologique (III g, fig. 1), alors qu'ils sont nettement distincts chez le *Stigmatea* (III l, fig. 1) et surtout chez le *Cryptomyces* (III c, fig. 1).

6 — Ces mêmes figures démontrent en outre, qu'une fusion s'effectue entre ces cellules par un accollement longitudinal ; cette fusion est suivie de près d'une immigration des noyaux de l'anthéridie dans l'ascogone.

7 — Le développement ultérieur de l'ascogone fertilisé démontre, une fois de plus, ses fonctions d'organe femelle : il vide peu à peu tout son contenu dans les hyphes ascogènes formées à sa périphérie.

En suivant attentivement cette transformation chez les trois champignons, nous trouverons cependant une différence très intéressante :

a) Chez le *Stigmatea*, les hyphes ascogènes restent extrêmement courtes et se ramifient peu.

b) Elles s'allongent davantage chez le *Dothidella*.

c) Elles deviennent extrêmement longues chez le *Cryptomyces*.

Ces caractères nous semblent représenter des adaptations, en rapport avec les particularités biologiques des hôtes respectifs.

Voici comment on pourrait les interpréter :

Le *Dothidella* et le *Cryptomyces* forment pendant toute la saison chaude des quantités de conidies, organes disséminateurs par excellence ; à l'approche de l'hiver ces organes délicats cessent de se former. Alors s'ébauchent les fructifications ascosporées ; privées de nourriture par la chute de la feuille, le froid et la sécheresse hivernale, ces fructifications cessent, à leur tour, de s'accroître. A ce moment, elles renferment des hyphes ascogènes qui, végétant pendant l'hiver dans des conditions alimentaires très défavorables, s'effilent de plus en plus. Au printemps enfin, lorsque s'améliorent les conditions, elles reprennent leur accroissement.

Tout autre est la biologie du *Stigmatea Robertiani*. Végétant sur des feuilles vivantes pendant la mauvaise saison, il renonce complètement à former des conidies ; celles-ci sont remplacées physiologiquement par les ascospores, organes disséminateurs hivernants par exellence ; ces carpophores ascosporés d'ailleurs, se forment chez le *Stigmatea* tout aussi abondamment que les conidiophores chez les autres champignons. Le manque de conidies est donc avantageusement compensé.

Etant donné le développement abondant et ininterrompu de ces carpophores, un système compliqué d'hyphes ascogènes demeure inutile. Les hyphes ascogènes évoluent rapidement, sans repos, en asques ; les ascospores, mûres à tout moment, trouvent pendant tout l'hiver un milieu favorable à la germination.

Des études ultérieures auront à démontrer si le développement des périthèces, étudié dans le *Cryptomyces*, *Dothidella et Stigmatea* est aussi régulier ailleurs. J'ai particulièrement insisté sur cette régularité, qui rappelle beaucoup celle des tissus sporigènes chez les Anthophytes, d'autant plus qu'on ne l'avait pas signalée jusqu'ici dans le plectenchyme des champignons. C'est à l'avenir d'approfondir ces problèmes trop peu étudiés jusqu'à présent.

Index Bibliographique

Je n'ai rien à ajouter à la liste bibliographique complète, publiée l'année dernière dans le Bulletin Biologique de la France et de la Belgique (LIV fasc. 2).

EXPLICATION DES PLANCHES

Planches 14 et 15.

Figure 1. — Plectenchyme stérile du *Stigmatea Robertiani*. Coupe longitudinale

Figure 2. — Ebauche jeune d'un carpophore ; au centre deux cellules mères de l'archicarpe. Coupe radiale.

Figure 3 a et 3 b. — Carpophore jeune renfermant un archicarpe. Coupes tangentielles successives.

Figure 4. — Carpophore moyen renfermant un archicarpe. Coupe radiale.

Figure 5. — Carpophore moyen renfermant un ascogone. Coupe radiale.

Planches 16 et 17.

Figure 6. — Carpophore moyen renfermant un ascogone mûr. Coupe médiane.

Figure 7. — Carpophore moyen ; l'ascogone et l'anthéridie se sont fusionnés. Coupe médiane.

Figure 8. — Carpophore moyen ; l'ascogone fécondé émet des hyphes ascogènes. Coupe médiane.

Figure 9. — Carpophore presque adulte ; l'ascogone à gauche émet des hyphes ascogènes recourbées en crochets qui, à droite, ont évolué en proasques. Coupe médiane.

Figure 10. — Carpophore presque adulte ; l'ascogone vidé supporte un proasque. Coupe médiane.

GEOTROPISME ET SENSIBILITÉ

par M. H. RICÔME

Suite.

Les forces de croissance et les forces de tension. — La moindre différence dans l'élongation doit déterminer une courbure. Or la pesanteur provoque l'orientation oblique des rameaux et des radicelles et leur incurvation quand on les en écarte, et ceux-ci croissent cependant en ligne droite, même lorsque leur extrémité est incurvée vers le haut ou vers le bas.

On sait que les deux moitiés d'une tige fendue en long s'infléchissent brusquement vers l'extérieur, les deux moitiés d'une racine vers l'intérieur, fait dû à la différence de tension des tissus.

Ces forces de tension existent dans les courbures géotropiques ainsi que nous l'avons établi. La moitié supérieure d'une tige incurvée géotropiquement s'infléchit brusquement vers le haut, l'inférieure vers le bas, comme si la courbure était due à la moitié supérieure seule. Une telle conclusion serait erronée. D'ailleurs, la moitié inférieure isolée finit par se redresser aussi.

Les forces de tension, produites par l'osmose ou plus exactement par la pression de turgescence, sont modifiées par la pesanteur, puisque l'organe incliné se redresse. On peut ramener ces forces à deux, agissant l'une sur la moitié supérieure (force de relèvement), l'autre sur la moitié inférieure (force d'abaissement), pendant l'incurvation. C'est l'inverse pour la racine.

L'intensité absolue et l'intensité relative de ces forces de tension varient avec le régime d'irrigation d'où dépend la quantité d'eau qui assure la turgescence, et aussi avec le changement d'orientation qui déforme les cellules et déplace les constituants. Or il n'est pas, entre — 90° et + 90° (à partir de l'horizontale) deux positions où les conditions mécaniques internes se retrouvent les mêmes. Quel que soit le processus inconnu de la croissance cellulaire, il n'est, pour un organe donné disposant d'une quantité d'eau déterminée, qu'une seule orientation où l'équilibre mécanique des forces de croissance puisse se maintenir constant. Chaque région doit avoir — et a en effet — son orientation propre.

Notons que les forces de tension ne sont pas les forces de croissance. Elles révèlent seulement un défaut d'accord entre les forces de croissance. Du moins elles permettent d'entrevoir le mécanisme de la réaction tropique.

Le régime aqueux. — Les forces internes d'où résulte le géotropisme étant des conséquences de l'action de la pesanteur, un organe à symétrie radiaire ne peut avoir, semble-t-il, d'autre orientation que la verticale, du fait de la pesanteur. Cependant les rameaux s'orientent en tous sens.

L'eau absorbée par les racines et refoulée dans les vaisseaux est aspirée par la transpiration. Sa répartition entre les organes est liée à l'intensité de la transpiration et de la consommation, mais aussi à la facilité d'accès de l'eau. L'eau arrive à un rameau d'autant plus difficilement que son ordre d'insertion est plus élevé parce que la circulation est plus facile en ligne droite et que chaque rameau produit un effet d'inhibition sur ceux qui en dépendent : la quantité d'eau disponible pour la turgescence est d'autant moindre. Or, le géotropisme de l'axe principal est vertical, celui des rameaux de premier ordre, oblique, et il va s'atténuant dans les autres ramifications jusqu'à disparaître.

Ces rameaux, détachés et mis à même d'absorber de l'eau ou bouturés, se dirigent verticalement. Ils ont tous un géotropisme vertical ascendant comme la tige principale. Le géotropisme atténué qu'ils manifestent sur la plante, ne peut donc être dû ni à l'hérédité, ni à la constitution. Il tient à leur position sur la plante et cette position crée entre eux une différence dans le régime aqueux. Depuis longtemps, les horticulteurs expliquent l'effet de la taille des arbres par la difficulté plus ou moins grande des rameaux à s'approvisionner d'eau.

Quand on coupe une tige, les rameaux voisins insérés sur sa base ou à côté se redressent. La quantité d'eau dont ils disposent a augmenté, la consommation diminuant. Leur géotropisme devient plus intense. Ce redressement est bien lié à la quantité d'eau disponible. S'il y a un seul rameau, il aspire l'eau à son profit et prend la direction de l'axe disparu. S'il y en a plusieurs, se relèvent ceux qui, en avance sur leurs voisins dans leur développement, soutirent l'eau au détriment des autres.

La comparaison des modes de végétation des plantes conduit à la même conclusion.

Dans la croissance en sympode, le rameau finit par se mettre dans le prolongement exact de l'axe qui le porte, refoulant l'extrémité de ce dernier à mesure qu'il prend un développement plus grand. Il prolonge rigoureusement l'axe quelle que soit la direction de celui-ci, parce qu'il se trouve de plus en plus dans les mêmes conditions que lui à mesure qu'il prend une prédominance plus grande sur l'extrémité refoulée.

A titre d'exemple, voici le cas du *Phytolacca decandra*. Un rameau n porte quelques feuilles et se termine par une longue grappe simple, nue. A l'aisselle de la dernière feuille, nait un rameau d'ordre $n + 1$ destiné à évoluer de même et à se mettre dans le prolongement du rameau n. Il arrive que le rameau $n + 1$ naisse à l'aisselle d'une feuille basilaire du rameau n et que les deux rameaux se ramifient tous deux par le procédé habituel. Leur orientation dépend alors de l'importance relative prise par la suite. S'ils sont égaux, le rameau semble se bifurquer en deux branches également inclinées sur sa direction. Mêmes faits pour *Atropa Belladona*. Certains rameaux se trifurquent ; dans ce cas, le plus volumineux est le plus voisin de la direction initiale.

Dans les arbres du groupe des Monocotylédones, on distingue mal l'axe des rameaux ; les ramifications ont à peu près la même importance et une orientation peu oblique. Or les faisceaux libéroligneux sont plus indépendants qu'ailleurs et l'eau destinée à l'une des branches n'est pas aussi facilement détournée vers les autres. Chez les Conifères de forme conique, l'axe est fort en avance sur les rameaux voisins et forme flèche (Epicea) ; les rameaux sont très obliques, horizontaux ou inclinés au-dessous de l'horizon. Chez les Angiospermes, l'anneau ligneux continu, avec ses grands vaisseaux, facilite la circulation en tous sens ; l'axe ne peut produire une inhibition aussi marquée sur les branches.

Les herbes donnent lieu à des remarques analogues. Les nombreux chaumes du Blé, qui a tallé, sont verticaux, mais ils ont chacun un système particulier de racines. La plupart des tiges rampantes ou horizontales sont des tiges latérales et irriguées par la tige principale verticale. Quand la tige couchée est la principale, il s'agit habituellement de plantes grimpantes qui n'ont pas trouvé de support.

L'orientation particulière du sommet des tiges, dont nous avons parlé sous le nom de décurvation, confirme l'importance de la distribution de l'eau.

Ainsi, bien que le mode de végétation des plantes soit une question d'hérédité et de conditions de vie, on y retrouve des traits généraux qui révèlent l'importance de la teneur en eau.

En réalité, l'eau est l'agent de la pesanteur et l'orientation dépend de la quantité d'eau dont dispose la pesanteur. Les conditions mécaniques créées par la pesanteur permettent un déplacement d'eau du haut vers le bas. Mais l'eau est retenue dans les cellules par les phénomènes moléculaires. Une partie de l'eau seulement peut ainsi se déplacer.

Là où il n'y a pas d'eau en excédent, qui puisse obéir à l'action de la pesanteur, la pesanteur n'a pas d'autre effet que l'effet-poids. L'organe est indifférent et conserve l'orientation qu'il doit à son insertion ou qu'on lui donne artificiellement. C'est le cas des rameaux d'ordre élevé qui ne sont approvisionnés qu'après tous ceux dont ils dépendent et qui reçoivent l'eau parcimonieusement.

Là où l'eau est en quantité suffisante, la pesanteur détermine une répartition inégale de l'excédent ; de cet effet résulte le tropisme. Les forces de croissance sont inégalement modifiées ; d'où la croissance curviligne avec incurvation tant que les forces ne sont pas égales. Elles s'équilibrent tantôt en direction verticale, tantôt en direction oblique.

Mais pour que la croissance s'effectue en ligne droite, il ne suffit pas qu'elles soient égales. Il faut en outre que la variation de leur intensité soit en harmonie avec la variation de l'effet mécanique du poids le long de l'organe. Si leur valeur varie autrement, chaque région possède une orientation particulière, correspondant à sa teneur en eau. La croissance est alors curviligne avec déroulement, phénomène que nous avons appelé décurvation.

Toutes les tiges à symétrie radiaire ont un géotropisme vertical ascendant, masqué dans les rameaux par le manque d'eau. Autrement dit, le géotropisme correspondant à leur structure est vertical, mais l'action de la pesanteur ne peut se manifester totale que si l'organe dispose d'une grande quantité d'eau.

Les radicelles donnent lieu à des remarques analogues. Toutes ont un géotropisme vertical descendant, puisqu'elles se dirigent verticalement quand on coupe la racine principale.

Les tropismes. — La plupart des données qui précèdent sont applicables aux autres tropismes. La réaction inverse de la racine et de la tige est évidemment due à une cause unique : ce sont les cellules en état de multiplication dans la racine, les cellules en état d'élongation dans la tige, qui donnent son caractère à la réaction. Le sommet de la racine n'est ni un cerveau, ni un organe sensitif différencié monopolisant une perception quelconque. C'est en agissant sur la turgescence et sur la circulation de l'eau que la lumière et l'humidité déterminent des incurvations. Jaccard (1) trouve que les déformations des arbres par le vent s'expliquent par l'action sur la transpiration plus que par l'effet mécanique.

En ce qui concerne la transmission des impressions, on croyait à une transmission pour la pesanteur : elle n'existe pas. Pour le contact, la transmission déterminant l'enroulement de la base libre des vrilles semble ne pas exister non plus : nos expériences sur la torsion de la Fève fournissent peut-être la raison de cet enroulement en dehors de toute question de transmission (2). Mais même s'il existe quelque part, dans l'héliotropisme par exemple, une transmission, faut-il la comparer à la transmission d'un réflexe ? Il s'agit constamment d'une simple répercussion, sans aucune différenciation des cellules propre à assurer de façon particulière la perception, la conduction ou la réaction. On ne connaît en tout cas pour le géotropisme aucun autre dispositif que l'organisation de la

(1) Jaccard : Naturw. Zeitschr. f. Forst-und Landw., Stuttgart, 1913.

(2) H. Ricôme : C. R. Ac. Sc. 1920, t. 170, p. 1399.

cellule en appareil de turgescence clos, puisqu'on s'est mépris sur le rôle de certaines cellules à amidon.

Ceci ne signifie nullement que certaines cellules, de par leur constitution, ne se prêtent mieux que d'autres aux manifestations de ces phénomènes. Mais le protoplasme ne possède pas un sens de l'espace, capable d'orienter de façon variée les ramifications de l'axe et de diriger la racine à l'opposé de la tige. Tous les constituants sont intéressés et non le protoplasme seul.

CONCLUSIONS

Nous ne prétendons pas résoudre un problème qui, limité à l'individu, est déjà fort complexe et qui embrasse le règne végétal tout entier. Au surplus, on possède peu de renseignements sur les conditions de l'activité du protoplasme et du noyau et sur les autres phénomènes moléculaires. Mais le géotropisme est demeuré une énigme d'orientation, énigme qui a conduit les observateurs à doter le protoplasme d'un sens de l'espace, et la racine de fonctions cérébrales. Il n'est pas sans intérêt de montrer que les faits actuellement connus ne laissent aucune place à de telles conceptions, qu'ils permettent même de saisir comment ces phénomènes peuvent être des conséquences des lois de la mécanique et de la physique, en attendant que la chimie physique fournisse la solution complète.

I. Causes d'erreur.

Il est indispensable de tenir compte des distinctions suivantes, sans lesquelles le phénomène demeure inintelligible.

La croissance curviligne. — La croissance curviligne se présente sous deux formes distinctes : l'incurvation et la décurvation.

L'incurvation se produit dans deux conditions différentes. Elle provient, soit d'un changement d'orientation passif sans changement dans le régime d'irrigation, soit d'un changement de régime aqueux sans changement initial d'orientation. Dans le premier cas, l'organe revient de lui-même à son orientation primitive, seule position d'équilibre de croissance qui corresponde au régime établi (la plupart des expériences de géotropisme). Dans le second cas, l'organe abandonne spontanément son orientation pour en adopter une nouvelle, correspondant au nouveau régime (remplacement de l'axe supprimé, croissance des rameaux détachés, orientation des tiges, variable avec le régime).

La décurvation est un changement continu de régime aqueux le long d'un organe ou un défaut d'harmonie entre ce changement et le poids, ce qui donne à chacune de ses parties une orientation différente de celle des autres. C'est le cas des rameaux obliques à extrémité courbée vers le haut (grappe fleurie du *Phytolacca*). La courbe terminale se déplace parallèlement à elle-même dans l'espace à mesure que le rameau s'allonge. La base seule indique la direction vraie de la croissance de l'organe. Une section quelconque s'incline de plus en plus à mesure qu'elle se trouve plus éloignée de l'extrémité. Il s'agit d'un *abaissement progressif* par déroulement de la courbe terminale, déroulement dû à la diminution de la teneur en eau.

C'est aussi le cas des rameaux, courbés vers le sol, du Cèdre. Contrairement à l'ordinaire, les feuilles sont serrées sur les rameaux courts, ce qui produit un effet d'inhibition sur les rameaux longs qui les portent. Une section quelconque se relève à mesure qu'elle se trouve plus éloignée de l'extrémité, la quantité d'eau augmentant. Il s'agit d'un *relèvement progressif* par déroulement de la courbe. La flèche manifeste le même phénomène : elle est inclinée ou horizontale, bien que sa croissance soit verticale. La portion terminale des tiges de *Cucurbita* présente un relèvement de même nature : le coude qui l'infléchit vers le bas, se déroule également.

Dans le cas de décurvation, la base, sa croissance terminée, se trouve soit droite, soit courbe.

(à suivre).

REVUE DES TRAVAUX DE BOTANIQUE TROPICALE ET SUBTROPICALE

(1910-1919)

par **P. CHOUX**

(Suite)

Cocotier.

En raison de l'importance prise par les matières grasses que l'on extrait de la graine du cocotier et des immenses services que rend cet arbre aux populations tropicales, les travaux qui ont paru sur ce palmier sont assez nombreux.

L'ORIGINE du cocotier a donné lieu à d'intéressantes controverses. Pour M. Courtet (1), le mystère reste impénétrable, bien que De Candolle se soit rallié à l'idée que le cocotier a pour patrie primitive l'Archipel Indien. Son aire de dispersion principale est le grand archipel asiatique, de Madagascar aux confins du Pacifique et même à la côte américaine. Les vents, les courants et le transport par les hommes ont été les facteurs principaux de cette dispersion.

M. Cook (2), biologiste du département de l'Agriculture des Etats-Unis, pense que :

1°. Le *Cocos nucifera* est originaire de l'Amérique du Sud et que de là il se répandit dans les îles de la Polynésie d'abord, dans l'archipel malais et en Asie plus tard.

2° Le cocotier en Asie, en Malaisie et en Polynésie ne peut se maintenir sur le bord de la mer qu'avec l'aide de l'homme.

---

(1) H. COURTET : *Le Cocotier* (Bull. de la Soc. Nat. d'acclimat., juillet 1910, p. 311).

(2) COOK : *History of the Coconut Palm in America* (Contrib. U. S. Nat. Herb., 14, 1910 pp. 271-342).

3°) Les courants marins ne peuvent avoir été les instruments de cette dispersion.

Beccari (1) a longuement critiqué ces conclusions et a émis des idées tout à fait opposées. Pour lui :

1°) Le cocotier peut facilement avoir été disséminé par l'action des courants marins.

2°) Le cocotier est une plante halophile avec une prédilection pour le bord de la mer.

3°) L'origine asiatique et polynésienne du cocotier est plus probable que l'origine américaine soutenue par M. Cook.

4°) Le cocotier peut occasionnellement exister et se reproduire lui-même sous les tropiques, indépendamment de l'homme. Cette dernière protection ne lui est nécessaire que lorsqu'il se trouve dans des régions où l'existence lui est disputée par la nature du sol, par une autre végétation préexistante ou par d'autres espèces.

La CULTURE du cocotier a maintes fois été étudiée, car « le Cocotier répond étonnamment aux soins qu'on lui donne et à la culture » (2). Hans Zæpenick (3), Dr Preuss (4), Brown (5), Barrett (6), Worcester (7), Smith et Pape (8), et l'Imperial Institute (9) ont apporté sur ce sujet d'importantes précisions.

---

(1) BECCARI : *The origin and dispersal of Cocos nucifera* (The Philippine Journ. of Sc., C, Bot., Vol. XII, n° 1, Jan. 1917, pp. 27-43).

(2) *Les commandements du planteur de cocotier* (J. d'Agric. trop., nov. 1913, p. 351).

(3) ZAEPENICK : *Die Kultur der Kokospalme* (Beihefte zum Tropenpflanzer, n° 6, oct. 1911).

(4) PREUSS : *Die Kokospalme und ihre Kultur* (Berlin, Dietrich Reimer, 1911 ; analysé dans La Quinzaine col., 25 févr. 1912, p. 137).

(5) BROWN : *Coconut cultivation in the Federated Malay States* (Analysé par Labroy dans J. d'Agric. trop., août 1911, p. 225).

(6) BARRETT : *Coconut Culture* (Publié comme Farmer's Bulletin n° 17, Bureau of Agricul., Manila, 1911). Analysé dans J. d'Agric. trop., bull. bibliogr., févr. 1912, p. 17).

(7) WORCESTER : *Coconut Growing in the Philippe Islands. Cost of Production and Profits of Copra Making* (War departm., Bureau of Insular Affaires, Manila, 1911). (Analysé dans Bull. de la Soc. belge d'ét. col., mars 1912, n° 3, p. 198).

(8) HAMEL SMITH and F. et G. PAPE : *Coconuts : The Consols of the East* (London ; Bale Sons et Danielsson, 1912).

(9) *The Coconut and its commercial uses : Part I* (Bull. of the Imp. Instit., Vol. X, n° 1, avril 1912, p. 77).

Il semble bien établi que, si le voisinage de la mer est favorable au cocotier, il peut prospérer parfois cependant jusqu'à 300 km. dans l'intérieur des terres.

On discute beaucoup sur les cultures intercalaires. L'opinion la plus généralement admise est qu'il faut adopter des cultures à rendement immédiat, qu'on ne doit les pratiquer que la deuxième année de la plantation, mais qu'il faut les supprimer à partir de la cinquième année, car ces cultures appauvrissent toujours le sol. Brown recommande la culture du *Coffea robusta*, mais déconseille celle des essences à caoutchouc, *Hevea* ou *Ficus*, alors que, dans les débuts, la plantation combinée de l'*Hevea* et du Cocotier a été préconisée par plusieurs auteurs.

La question des engrais est également des plus importantes. D'après Zaepenick, les cocotiers ont besoin surtout de potasse, qui peut être fournie en partie par les feuilles de l'arbre et les coques débarrassées du coprah, d'acide phosphorique, qui peut être restitué au sol de la même manière, de chaux, qui en général existe presque toujours dans le sol, d'engrais azotés. Pour Smith et Barrett, l'acide phosphorique et l'azote sont même plus nettement utiles que la potasse, et le fumier de ferme et les tourteaux sont parmi les meilleurs engrais. Par contre, la valeur du chlorure de sodium semble beaucoup plus discutable.

D'autres auteurs, comme Coghlan et Hinckley (1), Belfort et Hoyer (2), (qui recommandent comme culture intercalaire l'arachide) et M. Jumelle (3) se sont encore occupés de la culture de cocotier. M. Fauchère (4), dans l'ouvrage publié en 1915 sous la direction de M. Perrot et précédemment signalé, ajoute, aux données déjà acquises, les observations qu'il a faites à Madagascar, aux Seychelles, à la Barbade et surtout à la Trinité (5). L'auteur précise l'action du sel marin et de l'eau de mer sur le cocotier, action qui paraît être beaucoup moins grande qu'on ne l'a prétendu jusqu'ici. Ceux qui donnent du chlorure de sodium comme engrais à leurs cocotiers perdent leur temps et leur argent. Il décrit également comment, à la Trinité, on entretient les plantations et comment on les engraisse avec le fumier de ferme Il fait remarquer que, si on laisse les enveloppes de noix se décomposer sur le sol et si on emploie comme engrais les tourteaux, cette culture n'enlève presque rien au sol. Au contraire, si on expédie les noix entières, il faut des engrais chimiques.

---

(1) COGHLAN et HINCKLEY : *Coconut and Cultivation machinery*, (Crosby Lockwood and Son, London, 1914).

(2) BELFORT et HOYER : *All about Coconuts* (London, The Ste-Catherine Press, 1914).

(3) H. JUMELLE : *Les cultures coloniales. Plantes oléagineuses.* (Baillière, Paris, 1914).

(4) FAUCHÈRE : *Le Cocotier* in Les Grands produits végétaux des colonies françaises (Larose, Paris, 1915, p. 307).

(5) Voir aussi sur ce sujet FAUCHÈRE : *Culture du Cocotier et commerce des noix de coco à la Trinité* (L'Agricult. prat. des pays chauds, sept. 1913, p. 130).

Nous signalerons encore que des renseignements sur la culture du cocotier aux Philippines ont été fournis par Wester (1) et enfin qu'au point de vue du rendement on a mentionné un *cocotier nain* (2) — paraissant être le résultat d'une mutation, qui aurait eu lieu à Java — remarquable par sa fructification précoce dès la troisième année et que l'on considère comme intéressant au point de vue du bénéfice immédiat qu'il peut procurer.

De NOMBREUSES MALADIES désolent les plantations de cocotiers. Comme la littérature sur ce sujet est considérable, nous nous bornerons ici à signaler seulement les recherches les plus importantes. Une étude complète de tous les ennemis du cocotier a été faite par Preuss (3) en 1911. L'auteur y mentionne d'abord l'homme, puis toute une série de gros animaux : hyènes, singes, sangliers, etc... Cependant les ennemis les plus nombreux et les plus dangereux appartiennent à la classe des Insectes et surtout au groupe des Coléoptères. les Coléoptères qui portent une corne sur le nez, comme l'*Oryctes Rhinoceros* que l'auteur décrit tout au long en indiquant le moyen de le combattre. Non moins dangereux sont les *Rhyncophorus*. *Rhyncophorus ferrugineus* des plantations asiatiques et australiennes et *R. phœnicis* de l'Afrique orientale et occidentale.

Parmi les maladies causées par les végétaux, la plus connue est la pourriture du bourgeon ou *bud rot*, qui, d'après les recherches de Butler à Ceylan, serait due à un champignon du genre *Pythium*.

---

(1) WESTER : *The Coconut : its culture and uses* (The Philippine Agric. Rev., first quarter 1918, n° 1).

(2) HANDOVEL VILL : *Le cocotier nain dans les Etats Fédérés Malais* (The Agricult. Bull. of the Federat. Malay States, v. VII, n° 5, sept.-oct. 1919). (Analysé dans Inst. Intern. d'Agric., Bull. des rens. agric., etc., mai 1920, n° 524).

(3) Paul PREUSS : *Ueber Schädliuge der Kokospalme* (Der Tropenpflanzer, fév. 1911, n° 2, p. 59).

Preuss conclut que la culture du cocotier est entourée de nombreuses difficultés et que de multiples recherches sont encore nécessaires pour que la connaissance de tous ses ennemis soit complète et les moyens de lutter contre eux efficaces.

Ghorb, assistant entomologiste au Laboratoire de *l'Agricultural Research Institute Pusa*, a publié une note assez détaillée sur les deux plus importants ennemis du Cocotier, l'*Oryctes Rhinoceros* ou *scarabée noir* des Anglais et le *Rhyncophorus ferrugineus* ou *charançon rouge*, ainsi que sur les mesures à prendre pour lutter contre leurs dégats. Ce travail a été traduit par M. Duport (1) dans le *Bulletin économique de l'Indo-Chine*.

D'autre part, l'*Oryctes Rhinoceros* causant de grands ravages aux Iles Philippines, Mackie (2) a jugé opportun de faire connaître, dans *The Philippine Agricultural Review*, la vie de l'animal et le plan de campagne à entreprendre pour sa destruction. Ce plan comprend quatre parties : méthodes agricoles, méthodes mécaniques, emploi d'ennemis naturels et méthodes insecticides. A Madagascar, MM. Herscher et Millot (3) attribuent les dégats nombreux causés aux cocoteraies du Nord-Ouest de l'île à un petit coléoptère nocturne du genre *Hylecœtus*, et non, comme le croyait M. Prudhomme, à l'*Oryctes Rhinoceros*. Si cet *Hylecœtus* fait de terribles ravages dans les cocoteraies négligées et mal entretenues, ses effets sont assez lents et il suffit de soins très simples et peu coûteux (curetage et application de coaltar) pour s'en préserver et s'en débarasser.

On a signalé encore bien d'autres insectes parasites du Cocotier : l'*Oryctes Boas*, qui, d'après Gehrmann (4), cause de grands dommages aux îles Samoa ; l'*Alcimus dilatatus* que Zacher (5) signale aux îles Samoa et l'*Eurytrachelus pilosipes* que le même auteur mentionne aux îles Salomon ; le *Promecotheca Cuningii* des îles Philippines (1) ; le *Promecotheca opacicollis* des Nouvelles-Hébrides (2) ; le *Melitomma insulare* des Seychelles et du Nord-Ouest de Madagascar et le *Rhina nigra* du Nord-Ouest de Madagascar (3) ; l'*Aleurodicus destructor* qui, d'après Zimmer (4), a causé de grands dommages aux Philippines en 1916 ; le *Nephantis serinopa* de l'Inde (5) ; enfin des cochenilles, l'*Aspidiotus destructor* qui a fait de très grands ravages à la côte occidentale d'Afrique (6) et le *Diaspis Boisduvali* qui a été trouvé sur des feuilles de cocotier de la Guadeloupe (7).

---

(1) Duport : *Note sur deux ennemis du cocotier* (Traduction de la brochure n° 10 du vol. II des séries entomologiques, publié en décembre 1911 par le Département de l'Agriculture de l'Inde anglaise). (Bull. écom. de l'Indo-Chine, juillet-août 1912, p. 532).

(2) Mackie : *Oryctes Rhinoceros in the Philippines*. The Philippine Agric. Rev., fourth quarter 1917, n° 4, p. 315).

(3) G. Herscher et L. Millot : *Contribution à l'étude du cocotier. Un nouvel ennemi : la maladie du cocotier (Hylecœtus)*. (Bull. econom. de Madag. 1er sem. 1911, n° 1, p. 41).

(4) Karl Gehrmann : *Ein Palmenschadling auf Samoa* (Der Tropenpflanzer, fevr 1911, p. 92).

(5) Zacher : *Notizen uber Schädlinge tropischer Kulturen. I Schadlinge der Kokospalme* (Der Tropenpflanzer, sept. 1912, n° 9, p. 484).

Parmi les maladies causées par des parasites végétaux, l'une des plus graves est le *bud-rot* ou pourriture du bourgeon terminal. Mais les avis diffèrent au sujet de son origine. Pour Shaw et Sundararaman (8), le *bud-rot* du Malabar est dû à un champignon oomycète le *Pythium palmivorum* Butler, déjà décrit comme la cause du *bud-rot* du *Borassus flabellifer*. Johnson (9) pense plutôt au *Bacillus coli*. Mais, d'après M. Otto Reinking (10), il faut incriminer aux Philippines une Péronosporée, le *Phytophtora Faberi* Maublanc, que l'on retrouve aussi sur le cacaoyer. En tout cas, les bactéries n'ont qu'un rôle secondaire, elles contribuent à la destruction des tissus déjà affaiblis. Les exemplaires infectés sont à brûler entièrement. Signalons encore, dans le même ordre d'idées, qu'en 1919, Gonzalo Merino (1) a publié une étude complète sur le *bud rot* où il examine successivement les symptômes de la maladie, sa dispersion, ses causes et les remèdes à employer.

---

(1) Charles Jones : *El Escarabajo minador de la hoja del Cocotero* (Revista agricola de Filipinas, mayo 1913, p. 242).

(2) Kowalski : *Un nouvel ennemi du cocotier : le Promecotheca opacicollis* (J. d'Agric. trop., déc. 1913, p. 362).

(3) Vuillet : *Deux ennemis du cocotier de la région malgache* (Agronomie col., 31 août 1913, 1re Ann., n° 2, p. 33).

(4) Zimmer : *Recurrence of a Coconut Pest* (The Philip. Agric. Rev., fourth quarter, 1916, n° 4, p. 367).

(5) *An Attack of Nephantis serinopa on coconut palm in Travancore* (The Agric. Journ. of India, Vol. XIV, Part V, july 1919, p. 668).

(6) Adam : *La Cochenille du Cocotier* (L'Agric. prat. des pays chauds, sept. 1913, p. 125).

(7) P. Vayssière : *Note sur deux cochenilles nuisibles au caféier et au cocotier à la Guadeloupe* (Agron. col., 1re Ann., n° 8, 28 Févr. 1914, p. 34).

(8) Shaw et Sundararaman : *The Bud rot of Coconut Palms in Malabar* (The Agricult. Journ. of India, avril 1911, p. 111).

(9) Johnson : *The history and cause of coconut bud rot* (Bull. n° 228 du Départm. de l'Agric. des Etats-Unis, Washington, févr. 1912). (Analysé dans J. d'Agric. trop., janv. 1913. Bull. bibliogr., p. 1).

(10) Otto Reinking : *Phytophtora Faberi* Maubl. *The Cause of Coconut Bud rot in the Philippines* (The Philipp. Journ. of Science, january 1919, p. 130, Vol. XIV, n 1).

A Ceylan, une maladie du tronc du cocotier serait due également à un champignon, le *Thielaviopsis paradoxa*, déjà connu sur la canne à sucre (2).

Enfin il est une altération des racines ou *root-disease*, qui paraît exister dans tous les pays où la culture du cocotier a un caractère intensif et qui provoque le dépérissement de l'arbre. Cette maladie est attribuée, à Ceylan, à un champignon qui serait, d'après M. Petch, le *Fomes lucidus* (3). Mais ailleurs, on est assez peu fixé sur cet hôte dangereux et aux Indes occidentales l'affection, appelée auparavant « *Trinidad root disease* » et que Nowell propose de dénommer « *red ring disease* », serait causée par un Nématode *Aphelenchus coccophilus* n. sp. (4).

La DESSICATION DU COPRAH est une opération de la plus haute importance, car la qualité du produit est d'autant plus estimée qu'il est plus blanc, exempt de moisissures et sans odeur de fumée. La chaleur artificielle dans des séchoirs appropriés apparait comme le moyen le plus sûr d'obtenir le résultat cherché (5).

Aussi aux îles Philippines a-t-on bien des fois attiré l'attention sur les inconvénients du séchage du coprah au moyen de la fumée, procédé très employé dans ces îles et qui fait du coprah philippin un produit de qualité inférieure. Barrett (6) et Worcester (7) déclarent que le fourneau local ou *tapahan* doit être éliminé, en raison de l'enfumage qu'il occasionne. De même, la dessication au soleil ne doit guère être employée aux îles Philippines, par suite de l'irrégularité de l'action solaire souvent empêchée par la pluie, et en raison de l'humidité de l'air pendant de longs mois. Aussi, ces auteurs sont-ils unanimes à réclamer l'emploi de séchoirs artificiels, seuls capables d'assurer l'uniformité de la dessication et la blancheur du coprah. L'avantage de ces séchoirs à la vapeur d'eau ou à l'eau chaude a été reconnu dans des régions voisines, Samoa et Ceylan (1).

---

(1) GONZALO MERINO : *Bud rot* (The Philipp. Agric. Rev., third quarter, 1919, p. 91).

(2) *The stem bleeding disease of the Coconut* (Bull. of Miscell. Inform., 1910 n° 3, p. 93).

(3) *Root disease of the Coconut Palms* (Circular and Agricult. Journ. of the Roy. Bot. Gard. Ceylon, vol. IV, n° 24, mars 1910). — PATOUILLARD : *La maladie des racines du Cocotier* (J. d'Agric. trop., 31 mars 1911, p. 65).

(4) WILLIAM NOWELL : *The red ring or root disease of Coconut palms* (West Indian Bulletin, Vol. XVII, 1919, n° 4, p. 189). — COBB : *A Newly discovered Nematode (Aphelenchus coccophilus n. sp.) connected with a serious disease of the Coconut Palm* (id., p. 208).

(5) DOMMES : *Das Trocknen der Copra* (Der Tropenpflanzer, n° 6, juin 1910, p. 288).

(6) BARRETT : *loc. cit.*

(7) WORCESTER : *loc. cit.*

Hines (2) ajoute que le coprah philippin contient toujours beaucoup d'eau et que ce haut pourcentage d'humidité est la principale cause de la détérioration du produit, car les moisissures et les bactéries s'y développent et diminuent la teneur en huile, par suite de la formation d'acides gras libres.

Cette question du coprah philippin a été reprise et étudiée d'une façon plus précise en 1917 par Brill, Parker et Yates (3). Les auteurs américains, après avoir montré que le coprah des Philippines contient parfois jusqu'à 29 0/0 d'eau après dessication, déterminent la perte de poids que subit ultérieurement ce coprah mal desséché, quand il est emmagasiné. Dans les mêmes conditions, il y a une élévation de température et on constate la présence d'une notable quantité d'anhydride carbonique dans l'atmosphère ambiante, alors que le coprah bien desséché ne montre pas ces phénomènes d'oxydation. De plus, le coprah humide constitue un excellent terrain pour divers champignons : *Rhizopus sp.*, *Aspergillus flavus*, *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, qui occasionnent une disparition d'huile et l'acidité de l'huile restante. Aussi Brill, Parker et Yates préconisent-ils une méthode de traitement à l'anhydride sulfureux, qui semble avoir donné les meilleurs résultats au point de vue de la dessication et qui, en outre, a l'avantage de prévenir l'infection des champignons. La quantité d'anhydride sulfureux qui persiste dans le coprah ainsi traité peut être considérée comme négligeable : au bout d'un mois on n'en trouve plus que des traces.

(à suivre).

---

(1) *Copra Driers* (The Philipp. Agric. Rev., déc. 1911, p. 680).

(2) Hines : *Copra Drying* (The Philipp. Agric. Rev., aug. 1911, p. 323).

(3) Brill, Parker and Yates : *Copra and Coconut oil* (The Philipp. Journ. of sc., Sect. A, Chemical and Geological sc. and the industr., vol. XII, n° 2 March 1917, pp. 55-86).

REVUE DES TRAVAUX
DE
PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE
PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1910-1919
1re PARTIE : PALÉOZOÏQUE

par M. A. CARPENTIER

(suite)

L'analyse comparée des *Trigonocarpus* et des graines des Cycadées actuelles amène à conclure en faveur d'étroites affinités. Il résulte de plus des études de M. Salisbury et de Miss Kershaw que le tégument de ces graines est un tout homogène. « Le tégument de *Bowenia* se développe comme un tissu simple homogène, qui se différencie ensuite progressivement en trois couches caractéristiques... La structure générale de l'ovule de *Bowenia* (tégument, vascularisation, chambre pollinique) indique une connexion très étroite avec les graines du type *Trigonocarpus*. » (1).

De plus, M. Salisbury est arrivé à conclure que les ovules des *Trigonocarpales*, *Cycadales* et *Ginkgoales* présentent une telle uniformité d'organisation qu'il est difficile de ne pas les considérer comme très apparentés.

Cependant en 1915, Miss Affourtit et Miss La Rivière (2) ont exprimé deux objections : les *Trigonocarpus* ne peuvent être comparés aux graines de *Gingko*, parce que le sclérotesta de ce dernier n'a pas de lignes de déhiscence dans le plan des côtes et parce que son sarcotesta manque de cordons vasculaires. Pour M. Salisbury (1), cette dernière objection n'a pas plus de valeur que l'absence de faisceaux dans le tégument de certaines Angiospermes et leur présence chez d'autres. A la première objection, tirée de l'absence de valves, il répond que les *Trigonocarpales* offrent une série de stades (*Polylophospermum*, *Trigonocarpus*, *Stephanospermum*) où les côtes et les commissures disparaissent un peu à la fois et que le Ginkgo marque l'aboutissement de cette tendance. M. Salisbury maintient son opinion : les traits les plus importants d'organisation générale concordent chez les ovules des Ginkgoales, Cycadales et Trigonocarpales ; il est difficile de donner de ce fait une explication qui ne repose sur des affinités réelles.

---

(1) KERSHAW, *op. cit.* 1912, pp. 643, 645.

(2) AFFOURTIT and LA RIVIÈRE : On the ribbing of the seeds of Ginkgo (*Ann. of Bot.* XXIX, pp. 591-595, 1915).

Les relations des *Lagenostomales* et des *Trigonocarpales* apparaissent à M. Salisbury comme assez lointaines. La différenciation du lagenostome, de son socle (plinth), de la chambre pollinique aux dépens de la région apicale du nucelle, la différenciation du « baldaquin » aux dépens de la partie supérieure du tégument sont des caractéristiques des *Lagenostomales*, qui indiquent une complication, une spécialisation plus grande de l'ovule chez les *Lagenostoma* que chez les *Trigonocarpus*. Lagenostomales et Trigonocarpales sont, d'après lui, sur deux lignes de descendance à partir d'ancêtres communs qui possédaient un nucelle libre à son sommet et entouré d'un verticille de pièces protectrices soudées inférieurement et dialyphylles dans leur région distale. Des preuves de cette multiple origine du tégument subsistent à travers la série des Lagenostomales, surtout au sommet de leurs graines. Chez les Trigonocarpées les constituants du testa sont généralement aussi distincts à la base qu'au sommet (2).

Genre *Compsotesta* Brongt. — De 1907 à 1908, C. Eg. Bertrand a résumé les caractéristiques de plusieurs genres de graines figurées dans les *Recherches sur les graines fossiles silicifiées* d'Adolphe Brongniart. Ces notes de Bertrand ont paru dans le *Bulletin de la Société Botanique de France*. Le *Compsotesta Brongniarti* Bertr. provient du gisement stéphanien de Grand'Croix (1). C'est une graine droite, unitégumentée, à nucelle dressé, libre latéralement. Le tégument est différencié en un sarcotesta vascularisé dans sa zone externe et en un sclérotesta. La coque est pourvue de crêtes. La présence de plis, prolongeant la cavité séminale, au moins dans certaines crêtes, est un caractère que l'on observe chez les *Ptychotesta*. D'après Bertrand, le genre *Compsotesta* se place près des *Ptychotesta*, des *Hexapterospermum*, parmi les graines polyptères.

---

(1) E. J. Salisbury : On the relation between Trigonocarpus and Ginkgo (*Ann. of Bot.*, XXX, p. 356, 1916).

(2) Cf. E. J. Salisbury, *Ann. of Bot.* Jan. 1914, pp. 73-75.

Empreintes de Trigonocarpales. Attribution. — La complexité du tégument explique la diversité des empreintes que peut donner une même graine.

Grand'Eury (2) a écrit quelques pages de synthèse sur les associations des graines et des frondes de Ptéridospermées ; c'est le résumé de plusieurs notes publiées aux *Comptes rendus*, de 1904 à 1908. Rappelons que ce savant a découvert la connexion du *Pachytesta gigantea* et de *l'Alethopteris Grandini*, qu'il a démontré l'association de graines polyptères avec les *Nevropteris* wetsphaliens et stéphaniens, l'association de graines hexagonales entourées d'une enveloppe striée avec les *Linopteris* dans les bassins du Pas-de-Calais et de St-Etienne. Malheureusement Grand'Eury n'a pas eu le temps de décrire complètement et de figurer toutes ces empreintes.

Dans le Westphalien du Nord de la France, nous avons bien souvent trouvé des *Trigonocarpus* avec l'*Alethopteris Serli* ; des *Trigonocarpus* ou des graines voisines à testa costulé, ridé, avec les frondes du *Lonchopteris Bricei* ; des graines à noix hexagonale, à testa ailé, partiellement fibreux, avec le *Linopteris obliqua* (= *L. sub Brongniarti*) (3). Nous avons nommé ces dernières graines *Hexapterospermum Boulayi*, mais suivant l'observation de M. Seward, il est préférable d'employer le terme *Hexagonocarpus*, car l'on ne peut ici faire intervenir les caractéristiques tirées de la structure qui ont servi de base à la classification des graines silicifiés (1).

---

(1) C. Eg. Bertrand : Sur le genre *Compsotesta* d'Ad. Brongniart (graine fossile du terrain stéphanien) (*Ann. Jardin bot. Buitenzorg*, 2e sér., suppl. III, pp. 187-212 ; pl. XI, Leide, 1909).

(2) C. Grand'Eury : Recherches sur les Ptéridospermes (*Bull. Soc. Sc. Nancy*, 15 déc. 1909 ; 1910).

(3) Cf. A. Carpentier : Sur quelques inflorescences et fructifications du Westphalien... (*Rev. gén. de Bot.*, XXIII, 1911, p. 6 ; pl. XIII, fig. 7-10). — Note sur les graines trouvées avec le *Linopteris sub-Brongniarti*... (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XL, pp. 291-294 ; pl. VI, 1911). — G. Depape et A. Carpentier : Sur quelques graines et fructifications du Westphalien... (*Rev. gén. de Bot.*, XXVII, 1915, p. 4 ; pl. VII, fig. 17).

Même remarque au sujet de l'*Hexapterospermum Modestæ*, que M. P. Bertrand et nous, avons trouvé en association avec le *Nevropteris gigantea* dans le Westphalien du Nord de la France (2). D'autres empreintes de graines polyptères ont également été signalées et décrites dans nos diverses notes sur les fructifications du Westphalien.

Des graines à testa strié ont été observées par M. Renier et par M. Bertrand (3) avec le *Nevropteris Schlehani*, par nous, avec les *N. tenuifolia* et *N. rarinervis*.

N. Arber (4) a eu l'heureuse idée de réunir en une note synthétique la description et les figures de toutes les empreintes de graines houillères d'Angleterre. Il est cependant regrettable que ce savant ait multiplié par trop les genres. L'un des critériums invoqué (symétrie rayonnée ou bilatérale) n'est pas souvent d'application facile quand il s'agit d'empreintes de graines. Les *Tripterospermum* et les *Polypterospermum*, signalés par M. Kidston (5) et rangés par Arber dans un genre nouveau *Radiospermum*, doivent être classés parmi les *Polygonocarpus*, si l'on adopte la manière de voir de M. Seward.

Avant de passer à l'étude des organes mâles des Ptéridospermées, signalons encore une note de M. Schüster (6) dans laquelle il est question d'empreintes de graines striées, ressemblant à celles des *Nevropteris* par ce caractère même et par la présence d'une sorte de demi cupule basilaire. M. Schüster les considère comme appartenant à une Cycadofilicinée à feuilles de Conifère, plus courtes et plus étroites que celles des *Walchia* ou des *Ulmannia* ; ce seraient des graines de *Ptéridoconifères* (Schüster) d'âge permien.

---

(1) A. C. Seward : *Fossil plants*, III, pp. 323, 357.

(2) P. Bertrand : Les fructifications des Névroptéridées (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XLII, pp. 129-132 ; pl. VII, fig. 1, 2, 7 ; 1913). — G. Depape et A. Carpentier. in *Rev. gén. Bot.*, XXVII, p. 323 ; pl. VII, 3, 4 ; 1915.

(3) A. Renier (*Ann. Soc. scient. de Bruxelles*, 27 oct. 1910). — P. Bertrand, *op. cit.*, 1913, p. 123).

(4) N. Arber : A revision of the seed impressions of the British Coal Measures (*Ann. of Bot.*, XXVIII, pp. 81-108 ; pl. VI-VIII ; 1914).

(5) R. Kidston : On the fossil flora of the Staffordshire coal fields (*Trans. Roy. Soc. Edinburg*, L, pp. 156-159 ; pl. XIV, 1, 2, 5-9 ; 1914).

(6) J. Schüster : Uber der Fructification von Schuetzia anomala (*Sitzungsber. d. Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*. Bd. CXX, pp. 1126-1127 ; Wien., 1911).

Les organes mâles des Ptéridospermées

G. *Telangium* Benson. — Ce genre désigne des microsporanges, soudés entre eux du moins à leur base, prolongeant le limbe réduit qui les porte comme les doigts prolongent la paume de la main. Nous considérons, à la suite de Nathorst (1), ce genre comme distinct du genre *Crossotheca* qui a des pinnules fertiles épaisses, non réduites, portant les microsporanges sur toute leur surface inférieure.

Après des études suivies sur le terrain (*Westphalien, culm*) nous considérons ces *Telangium* comme les organes mâles de plusieurs Ptéridospermées à feuillages sphénoptéroïdes.

Ce genre est signalé dès le Dévonien supérieur par N. Arber et M. Goode (2) dans le Nord du Devonshire (Angleterre) et par M. Nathorst dans le Culm du Spitzberg (3). Nathorst souligne l'association étroite du *T. millerense* avec l'*Adiantites bellidulus* et du *T. ingeborgense* avec le *Sphenopteris Norbergii*, voisins des *Sph. bifida* et *Sph. affinis* dont les fructifications mâles sont du type *Telangium*.

Nous avons plusieurs fois recueilli de minuscules *Telangium* dans le Carbonifère inférieur de la Basse-Loire, parmi des frondes de *Sphenopteris* : dans le Culm inférieur à Chalonnes, dans le Culm supérieur à Beaulieu (Maine-et-Loire) et à Mouzeil (Loire-Inférieure). Notre *T. andegavense* du Culm inférieur de Chalonnes (Maine-et-Loire) a de plus grands microsporanges (4) ; ce sont les fructifications du *Rhodea Hochstetteri* (Bureau). Dans le Westphalien du Nord de la France nous avons maintes fois trouvé, sur les mêmes plaques schisteuses où abondait le *Sphenopteris striata*, des fragments d'inflorescences délicates à microsporanges du type *Telangium* et à rachis striés transversalement de même façon que les rachis des frondes stériles (1).

---

(1) A. G. Nathorst : *Zur fossilen Flora der Polarlander*, I, IV Lief., S. 20-1914.

(2) E. A. Newell Arber and Goode : On some fossil plants from the Devonian rocks of North Devon (*Proc. Cambridge Phil. Soc.*, XVIII, pt. 3, p. 99 ; pl. IV, fig. 8, 9. May 20, 1915).

(3) A. G. Nathorst, *op. cit.*, 1914, pp. 21-22.

(4) A. Carpentier : Notes d'excursions paléobotaniques à Chalonnes et Montjean (*Bull. Soc. géol. de France*, XIX, pp. 268-270, pl. VIII, fig. 1-3, 7-9, 1920).

M. Gothan a récemment découvert des fructifications de genre *Telangium* ou peut être de g. *Calymmatotheca* (cupules séminifères) en connexion avec les rachis à épaississements transversaux (*Heterangium Grievii* du *Sphenopteris adiantoides* (*Sph. elegans* auct.) (2).

Dans le cas où l'on ne connaît pas leur vraie nature (microsporanges ou cupules séminifères), Miss Stopes a proposé de désigner ces fructifications de Ptéridospermées sous le nom de ***Pterispermostrobus*** (3).

G. *Diplotheca* Kidston. — Les microsporanges sont disposés en étoile et soudés par paire à la base. Nous avons signalé la présence de ce genre dans le Carbonifère inférieur de Mouzeil (4).

G. *Urnatopteris* Kidston. — Nous considérons le *Sphenopteris herbacea* comme ayant porté des microsporanges isolés de type *Urnatopteris* (5). Ajoutons que des petites graines du genre *Gnetopsis* ont été remarquées avec ce même *Sphenopteris* et que chez une espèce très voisine, le *Sph. incurva* du Westphalien d'Ecosse, M. R. Kidston a fait connaître la transformation des folioles terminales en lobes géminés, recourbés, délimitant une cavité où devait s'abriter une petite graine (6).

G. *Zeilleria*. — Les petites capsules terminant les lobes du *Sph.* (*Zeilleria*) *Frenzli* ne pourront être considérées comme des microsporanges que le jour où l'on aura décélé la présence de microspores (1). En effet M. Kidston considère certaines de ces capsules de g. *Zeilleria* comme des cupules séminifères quadrivalves (2). C'est donc sous cette réserve que nous mentionnons ici ce genre de fructifications.

---

(1) A. Carpentier in *Rev. gen. de Bot.*, XXIII, p. 12 ; pl. XV, sauf fig. 7, 1911 et *Mém. Soc. géol. du Nord*, VII, II, pp. 377-380 ; pl. IX, fig. 1, 2 ; 1913.

(2) Gothan : Ueber einen interessanten Pteridospermenfund (*Zeitschrift der Deutschen Geolog. Gesells.* Bd. 71, Nr. 5-7, 1919).

(3) M. C. Stopes *op. cit.* in *Canada Geol. Surv.* Mem. 41, 1914, p. 74.

(4) A. Carpentier : Sur des empreintes de fructifications... (*Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest*, 3ᵉ sér., t. VI, 1920, p. 111, pl. I, fig. 1-5)

(5) Depape et Carpentier *op. cit.* (*Ann. Soc. Géol. du Nord*, XLII, 1913, p. 298, pl. XII, 4-9). — A. Carpentier in *Comptes-rendus*, t. 159, p. 511, 15 sept. 1919.

(6) R. Kidston : Contribution to our knowledge of british palæozoic plants (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, LI, pt. 3, pp. 709-710 ; pl. III, fig. 1 ; text-fig 1, 1916).

Organes mâles des Médullosées

En 1911, nous avons attribué au *Nevropteris gigantea* des microsporophylles à limbe épais, adiantiforme ou plus ou moins cupuliforme, portant des microsporanges sur toute leur surface et nous avons noté l'association de semblables microsporophylles avec le *Linopteris sub Brongniarti* (3).

Depuis, nous avons donné de plus amples détails sur les microsporanges qui devaient être groupés, mais non soudés en synangiums (4). M. Bertrand a décrit des « disques » mâles identiques qu'il rapporte comme nous au *N. gigantea* et au *L. obliqua* (= *L. sub Brongniarti*) (5). Enfin M. Kidston a décrit et figuré, sous le nom de *Nevropteris Carpentieri* un *Nevropteris* fertile, à pinnules fertiles épaisses sub-cycloptéroïdes, portant sur leur face supérieure des microsporanges allongés, étroits et très serrés. La connexion est établie entre le rachis fertile et une foliole stérile de *Nevropteris* (6).

Il résulte de ces découvertes que certaines *Névroptéridées* avaient des microsporophylles encore très voisins des folioles végétatives, mais plus fibreux que ces dernières.

Nos connaissances sont encore rudimentaires sur les organes mâles des *Alethoptéridées*. Il nous paraît très probable que les organes fibreux, allongés, cupuliformes, à bord distal renflé et lobulé, que M. Kidston (7) a désignés du nom de *Whittleseya* ?,

---

(1) Cf. A. Carpentier et G. Depape, *op. cit.* (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XLIII p. 308 ; pl. IV, 1-4, 1914).

(2) R. Kidston, *op. cit.* (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, L, pt 1, pp. 92, 93 ; 1914).

(3) *Rev. gén. de Bot.*, XXIII, 1911, pp. 12-15 ; pl. XVI, XVII.

(4) *Mém. Soc. géol. du Nord*, VII, II, pp. 387-389, fig. 84 ; pl. X, 1-6, juillet 1913.

(5) P. Bertrand *op. cit.* (*Ann. Soc. géol. du Nord*, XLII, pp. 125-129, pp. 135-140 ; 6 fig. dans le texte, pl. VI, fig. 2-4 ; 8-9 Décembre 1913).

(6) R. Kidston *op. cit.* (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, L, pt. 1, pp. 112-115, pl. VIII, fig. 1-7 ; nov. 1913, 1914).

(7) R. Kidston (*Trans. Roy. Soc. Edinb.*, L, pp. 166-169 ; pl. XV ; 1914).

fertilis et que nous avons aussi recueillis dans le Westphalien du Nord de la France, appartiennent à quelques *Aléthoptéridées*. Leur association très étroite avec le *Lonchopteris Bricei* est intéressante à noter (1). Dans l'interprétation de M. Kidston, chacun de ces organes tubuliformes est constitué de deux écailles microsporangifères soudées par leurs bords internes. Les microsporanges seraient, d'après notre opinion, enfoncés dans le tissu de ces écailles et s'ouvriraient dans la cavité du tube. Cette organisation ne laisse pas de rappeler celle des écailles de *Codonotheca* que M. Sellards (1903) a signalées en association avec le *Nevropteris decipiens* dans le Wetsphalien de l'Illinois et sur lesquels M. Wieland vient récemment d'attirer l'attention (2). Ajoutons que les miscrospores des *Codonotheca* et des *Whittleseya* (?) *fertilis* offrent une ligne ou fente longitudinale.

M. Schüster (3) a comparé aux *Codonotheca* des empreintes du Permien de Bohême et de Silésie, que Geinitz avait rapportées à son genre *Schuetzia* sous le nom de *S. anomala*. Ces organes sont constitués de microsporophylles, dont le nombre varie de 12 à 20 et qui sont concrescents sauf dans leur région distale ; la structure des microsporanges demeure inconnue, mais M. Schüster a pu découvrir des microspores. Il est probable que ces fructifications mâles, que l'auteur considère comme appartenant à un groupe de *Cycadofilicinées* à feuilles de Conifères (les *Ptéridoconifères*), sont apparentées aux *Codonotheca* et au *Whittleseya fertilis* Kidston.

(*à suivre*).

---

(1) Cf. A. Carpentier in *Mém. Soc. géol. du Nord*, VII, II ; pl. IX, fig. 9, 10 ; 1913 et *Bull. Soc. bot. de France*, LXI, p. 364 : pl. X, fig. 1 et 2 ; 1914.

(2) G. R. Wieland : *American fossil cycads*, II, p. 169, fig. 61, A-F (*Carnegie Instit., Washington*, 34, 1916).

(3) J. Schüster : Ueber die Fruktifikation von Schuetzia anomala (*Sitzung. d. Kaiserl. Akademie der Wissenschaften*, CXX, pp. 1127-1131, 1911 ; 2 Taf. — Voir aussi : A. C. Seward, *Fossil plants*, III, pp. 126-128.

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(suite)

---

3. — Rochers calcaires ombragés à *Mnium rostratum* et *Seligeria pusilla*

Cette association (Tabl. XXII), une des plus riches parmi les associations muscinales analysées dans ce mémoire, acquiert son développement optimum dans les bois frais des pentes du calcaire grossier (taillis de Chênes et de Frêne), aux versants Nord et Nord-Est de préférence ; elle s'installe là sur les talus rocheux et sur les blocs éboulés qu'elle recouvre d'un tapis continu où tous les tons de la gamme du vert sont représentés depuis le vert-sombre du *Thamnium alopecurum* jusqu'au jaune-doré de l'*Isopterygium depressum*. Les ravins encombrés de rochers, les anciennes carrières naturellement reboisées offrent des conditions stationnelles particulièrement favorables à la plupart des Muscinées du groupement, qui toutes recherchent une atmosphère calme et fraîche ainsi qu'une lumière affaiblie. Lorsque ces conditions sont réalisées sur les pierres calcaires des vieux murs, l'association peut se retrouver là sous forme de fragments.

Sur la craie, l'association à *Mnium rostratum* est moins répandue dans nos limites, les affleurements de cette roche correspondant le plus souvent à des stations découvertes et très chaudes ; mais sur les versants Nord et dans les ravins boisés des côtes crayeuses de la vallée de la Seine, cette association est très bien développée (Tableau XXI, rel. 13). Plusieurs espèces sont exclusivement localisées sur la craie : *Haplozia riparia* [sur des blocs de craie à la

Tableau XXII

ROCHERS CALCAIRES OMBRAGÉS A *MNIUM ROSTRATUM* ET *SELIGERIA PUSILLA*

Les relevés ci-dessous proviennent des localités suivantes : 1, bois abrupt entre Hardricourt et Gaillonet ; 2, anciennes carrières boisées de Seraincourt ; 3, bois de Morval près Guiry ; 4, ravin boisé à Sailly ; 5, carrières de Chérence ; 6, bois d'Omerville ; 7, bois entre Montreuil et St-Clair-sur-Epte ; 8, parc d'Halincourt ; 9, vallon de St-Cyr-sur-Chars ; 10, bois du Cornouiller, près Us ; 11, ravin boisé à Berville ; 12, bois de Gomerfontaine, près Chaumont-en-Vexin ; 13, bois abrupt entre Jeufosse et Port-Villez.

ESPÈCES	Calcaire grossier												Craie blanche
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
EXCLUSIVES													
Seligeria Doniana	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Fissidens pusillus	+	+	+	..	+	+	..	+	+	+	+	+	+
Mnium rostratum	+	+	+	+	..	+	..	+	+	..	+	+	+
Eurhynchium striatulum	..	+	..	..	+	+	+	..	..	+	+	+	+
E. atrovirens	+	..	..	..	..		..	..	..	..	..	..	..
Thuidium recognitum	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
ÉLECTIVES et PRÉFÉRANTES													
Lophocolea minor	+	+	..	..	+	..	+	+	+	..	..	..	+
Seligeria pusilla	+	+	..	..	+	..	..	+	+	..	..	..	+
Fissidens cristatus	+	..		+	+	..	+	+	..	+	..	+	+
Gyroweisia tenuis	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	+	..	+
Tortella tortuosa		..	..	..		..	+	+	..	+	..	+	
Encalypta contorta		+	+	..	+	..	+	+	..	+	..	+	
Mnium cuspidatum	..		+	..	..	..	..	..	+	..	..		..
Thamnium alopecurum	+	+	+	+	+	+	..	+	+	+	+	+	+
Anomodon viticulosus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	..	+	..
Campylium protensum	+	..	+	..	..	..	+	+	..	..	..	+	..
Isopterygium depressum	..	+	..	+	+	+	..	+	..	..	+	+	+
Cirriphyllum crassinervium	..	+	..	+	..	+	+	..	+	+	+	+	..
Oxyrhynchium pumilum	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	+
Rhynchostegium murale	+	+	+	+	+	+	+	+	+	..	+	+	+
Rhynchostegiella tenella	+	+	..	+	+	+	+	..	+	+	+	+	..
ACCESSOIRES PRINCIPALES													
Madotheca laevigata	..	..	..	..	+	..	..	..	+	..	+	..	+
M. platyphylla	+	+	..	+	+	+	+	..	+	+	..	+	+
Didymodon rubellus	+	..		+	+	..	+	..	..	..	..	+	..
Mnium undulatum	+	+	..	..	..	+	..	+	+	+	+	..	..
Leucodon sciuroides	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	+	..
Neckera crispa	..	..	..	..	+	..	+	..	..	+	..	+	+
N. complanata	+	+	..	+	+	+	+	..	..	+	..	+	+
Amblystegium serpens	+	..	+	+	..	+	..	+	+	..	..	+	+
Campylium Sommerfeltii	+	+	..	..	+	..	+	..	+	..	..	..	..
Ctenidium molluscum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Homalothecium sericeum	..	+	..	..	+	..	+	..	..	..	..	..	+
Camptothecium lutescens	+	..	..	+	+	+	+	+	..	..	..	..	+
Brachythecium glareosum	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..
B. rutabulum	..	..	+	+	+	..	+	..	..	+	+	+	..
B. populeum	..	+	+	+	..	+	..	+	+	+	..	..	+

Roche-Guyon et à Duclair [S. 1])], *Seligeria calcarea* (fréquente sur les parois verticales exposés au Nord, dans les marnières et, plus rare, sur les faces déclives des rochers isolés), *Cololejeunea Rossettiana* (Port-Villez [230]).

En dehors des Muscinées, la végétation des rochers calcaires ombragés est très pauvre ; quelques Lichens d'ombre (*Leptogium* sp. pl.) s'établissent parmi les Mousses, des Fougères (*Asplenium Ruta-muraria* C, A, *Trichomanes* PC, *Scolopendrium officinale* R, *Aspidium lobatum* RR, se logent dans les fissures et les excavations, enfin quelques Phanérogames que les hasards de la dissémination ont amenées sur ces rochers et qui ont pu y germer, apparaissent ici comme éléments accidentels, sans valeur sociologique.

Tandis que les *Seligeria*, *Fissidens pusillus*, *Mnium rostratum*, *Isopterygium depressum*, *Rhynchostegiella tenella*, saxicoles obligatoires, se localisent sur les parties nues des rochers, la plupart des autres Muscinées s'installent sur les parties recouvertes d'humus ou de terre végétale ; cette distinction correspond d'ailleurs aux phases du développement de l'association.

Sur les petits blocs peu élevés au-dessus du sol, les espèces saxicoles sont peu à peu effacées par les grandes Hypnacées terricoles et la population du rocher ne se distingue plus alors de la strate muscinale silvatique.

L'association à *Mnium rostratum* et *Seligeria pusilla* se retrouve dans une grande partie du Bassin de Paris : elle est bien développée dans les ravins boisés de la craie, en Haute-Normandie, dans les grandes forêts calcaires de l'Ile-de-France (Compiègne, Chantilly) ainsi que dans les forêts de l'auréole jurassique (collines de Lorraine [67]). Mais tel qu'il se présente en plaine, avec son cortège d'espèces montagnardes, ce groupement apparaît comme une forme appauvrie d'une association dont il faut chercher le type dans les forêts des montagnes calcaires de l'Europe Centrale (1).

Voici, à titre d'exemple et de comparaison, un relevé provenant du Jura français :

Rochers calcaires Argovien ombragés Epicéa *dt*, en montant au col de l'Helvetia frontière franco-suisse), alt. ca 1000 m., *Metzgeria pubescens*, *Lophozia Muelleri*, *Plagiochila asplenioides*, *Scapania æquiloba*, *Madotheca lævigata*, *Cololejeunea*

---

(1) La plupart des espèces de cette association sont répandues dans toutes les montagnes calcaires de l'hémisphère Nord.

calcarea, Distichium capillaceum, Seligeria pusilla, Fissidens pusillus, F. decipiens, Tortella tortuosa, Encalypta contorta, Rhodobryum roseum, Mnium rostratum, Bartramia Halleriana, Plagiopus Œderi, Neckera crispa, Thamnium alopecurum, Anomodon viticulosus, Pseudoleskea catenulata, Campylium protensum, C. Halleri, Ctenidium molluscum, Homomallium incurvatum, Orthothecium intricatum, Cirriphyllum crassinervium, Rhynchostegium murale, Eurhynchium atrovirens.

15. — ASSOCIATIONS CORTICOLES

Limitée ici aux Muscinées, l'analyse des associations corticoles sera forcément incomplète ; j'ai dû, en effet, laisser de côté les autres Cryptogames qui participent à ces associations et dont le rôle est cependant si considérable dans le peuplement et la transformation des écorces.

J'ai pu toutefois reconnaître, en me basant seulement sur les Muscinées, deux associations assez bien individualisées et qui correspondent aux deux groupements que de Lamarlière [157 ter, pp. 115-117] a distingués dans son étude sur la Montagne de Reims : d'une part, l'association à *Orthothricum obtusifolium* et *Tortula papillosa* qui ne s'écarte pas des arbres isolés ou alignés le long des routes et des cours d'eau ; d'autre part, l'association à *Ulota crispa* et *Orthothricum Lyellii* qui se localise sur les arbres des massifs boisés et qui est, par suite, subordonnée aux groupements silvatiques.

1. — Association à *Ulota crispa* et *Orthothricum Lyellii*

Ce groupement n'est bien développé que dans les parties les plus fraîches des bois, là où l'humidité atmosphérique reste toujours assez élevée.

L'association est principalement constituée ici par les espèces suivantes ;

Metzgeria furcata	PC	*Brachythecium velutinum*	C
Radula complanata	PC	*B. rutabulum*	C
Madotheca platyphylla	C	*Homalothecium sericeum*	CC
Frullania dilatata	PC	*Stereodon cupressiformis*	CC
F. Tamarisci	R	*Anomodon viticulosus*	PC
Dicranoweisia cirrata	R	*Isothecium viviparum*	R
Dicranum scoparium	PC	*I. myosuroides*	R
Zygodon viridissimus	PC	*Neckera complanata*	C
Orthothricum affine	C	*N. crispa*	R
O. Lyellii	C	*N. pumila*	RR
Ulota crispa (1)	C	*Leucodon sciuroides*	C
Mnium cuspidatum	RR	*Hylocomium brevirostre*	R

---

(1) Je comprends ici sous ce nom trois sous-espèces : *U. ulophylla, U. crispula*, et *U. Bruchii* dont je n'ai pas fait la distinction rigoureuse.

Les corticoles obligatoires sont ici peu nombreuses, mais les corticoles facultatives qui, du support inorganique où elles ont leur station préférée peuvent s'élever assez haut sur les troncs, sont bien représentées et d'autant mieux que l'humidité atmosphérique est plus grande.

Les espèces caractérisant le mieux cette association sont *Ulota crispa*, *Neckera pumila*, *Orthothricum Lyellii*, *Stereodon cupressiformis filiformis*, *Metzgeria furcata*, qui toutes sont exceptionnelles sur les arbres isolés et rares ou nulles sur les rochers.

D'autres comme *Radula complanata*, *Frullania dilatata*, *Zygodon viridissimus*, *Leucodon sciuroides*, *Orthothricum affine* sont des corticoles typiques communes aux deux associations corticoles, et très rares sur les rochers, quant aux autres espèces, ce sont des corticoles facultatives qui ont leur station préférée sur les rochers ou les talus des bois. A ce sujet, il faut remarquer que l'influence chimique du sol se fait également sentir sur les Muscinées des écorces ; *Dicranoweisia cirrata* et *Isothecium myosuroides*, saxicoles des rochers siliceux, n'existent que sur les arbres des bois siliceux, *Anomodon viticulosus*, saxicole des rochers calcaires ne s'écarte pas des arbres des bois calcaires.

Comme l'a montré C. Olsen dans une intéressante étude sur la succession et l'écologie des Mousses corticoles [183], la répartition de ces végétaux est fonction, toutes conditions climatiques locales égales, de la spécificité et de l'âge des arbres.

J'ai également constaté ici plusieurs faits qui confirment les observations de cet auteur, en particulier l'abondance des *Ulota* sur les jeunes troncs et les jeunes branches.

Neckera pumila, *Metzgeria furcata*, *Stereodon cupressiformis filiformis* préfèrent l'écorce lisse des Hêtres, *Dicranoweisia cirrata* celle des vieux Bouleaux, *Zygodon viridissimus* et *Orthothricum Lyellii* le tronc crevassé des Chênes. Cette dernière espèce végète également sur les branches mortes.

2. — Association à *Tortula lævipila* et *Orthothricum obtusifolium*

Par le nombre élevé des caractéristiques qu'elle comporte, cette association (Tabl. XXIII) est beaucoup mieux individualisée que la précédente ; les espèces accessoires, saxicoles ou terricoles, qui entraient pour une part numérique importante dans la constitution

TABLEAU XXIII
ASSOCIATION A *TORTULA LÆVIPILA* ET *ORTHOTHRICUM OBTUSIFOLIUM*

ESPÈCES	Allée de Tilleuls à Hardricourt	Ormes et Peupliers à Limay	Jeunes Trembles et Frênes à Gasny	Allée de Tilleuls à Mandétour	Allée de Tilleuls à Gadancourt	Trembles au bord de l'Aubette à Sailly	Trembles à Amcourt	Ormes au bord de l'Oise à Jouy-le-Moutier	Abricotiers à Vaux	Ceps de Vigne à Triel
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
EXCLUSIVES et ELECTIVES										
Tortula papillosa	+	..	..	..	+	..	+	..	..	..
T. lævipila	..	+	..	+	+	+	+	+	+	+
Orthothricum liocarpum	+	..	+	..	+	+	+	..	..	..
O. tenellum	..	..	+	..	..	+	+	..	..	..
O. pulchellum	+	..	..	..	+	..	..	..	..	..
O. obtusifolium	+	+	..	+	..	+	..	+	+	+
Pylaisia polyantha	..	+	..	..	..	..	..	+	..	+
Cryphæa arborea	..	..	+	..	..	+	..	..	..	..
PRÉFÉRANTES										
Radula complanata	..	+	+	+	+	+	+	..	..	..
Frullania dilatata	+	..	..	+	+	+	+	+	+	..
Zygodon viridissimus	..	+	..	+	+	..	+	..	..	..
Orthothricum affine	..	+	+	..	+	+	+	+	..	..
O. diaphanum	+	+	..	..	+	+	+	+	+	..
Leucodon sciuroides	+	..	..	+	+	+	+	+	..	..
Leskea polycarpa	..	+	..	..	..	..	..	+	..	+
ACCESSOIRES PRINCIPALES										
Madotheca platyphylla	+	..	..	..	+	+	..	..	..	..
Tortula ruralis	+	..	..	..	..	..	..	..	+	..
Bryum capillare	..	..	..	+	..	..	..	..	+	..
Homalothecium sericeum	+	+	..	+	+	+	+	..	..	..
Amblystegium serpens	+	..	..	..	..	+	..	+	..	..
Stereodon cupressiformis	+	+	+	+	+	..	+	+	+	..

de l'association à *Ulota crispa* et *Orthothricum Lyellii* sont réduites ici à un faible contingent.

Les écarts quotidiens de température et d'hygroscopicité de l'air sont beaucoup plus marqués et plus rapides pour les arbres croissant à découvert, isolés, en petits groupes ou en rideau, que pour les arbres en massifs ; les Muscinées établies sur l'écorce des premiers ont à subir, du fait même de leur exposition plus directe aux agents atmosphériques, des alternatives répétées et souvent très brusques de sécheresse et d'humidité. Ces conditions, comparables d'ailleurs à celles qui sont réalisées sur les rochers découverts, éliminent la plupart des espèces silvatiques dont les spores ou les propagules peuvent être transportées ici et font de l'association à *Tortula lævipila* un groupement xérophile, à spécialisation écologique très tranchée.

Les Muscinées de cette association se rencontrent de préférence sur les vieux arbres dont l'écorce crevassée et superficiellement désagrégée offre aux protonémas un abri contre une dessication précoce : les Saules, les Ormes, les Tilleuls et les Peupliers (*Populus nigra* et *pyramidalis* surtout) ; certains arbres fruitiers (Poiriers, Abricotiers en particulier) fournissent à cet égard, des substratums d'élection aux espèces de ce groupement (1).

Mais c'est la position des arbres par rapport aux vents pluvieux et aux rayons solaires qui règle le développement et la prospérité de l'association ; sur les arbres plantés au milieu des champs, la végétation muscinale se localise sur le côté du tronc qui fait face aux vents pluvieux et qui est en même temps abritée contre les rayons solaires directs (Nord et Nord-Ouest) ; sur les arbres qui végètent soit au voisinage d'un cours d'eau, soit dans des vallons étroits, soit encore à l'abri des édifices, la végétation muscinale peut s'établir tout autour des troncs, avec cependant un maximum de densité sur la face Nord

La densité de la ramure, la disposition des feuilles, la hauteur du fût sont autant de circonstances capables de modifier la composition du groupement, en influant sur la quantité d'eau et de lumière qui parvient à l'écorce.

Le tableau XXIII montre quelques exemples de l'association relevés sur des collections d'arbres appartenant à différentes espèces et croissant dans des conditions de climat local très diverses, depuis les vallées humides jusqu'aux vergers ensoleillés des côteaux de la Seine.

Sur les Saules et les Peupliers qui végètent au bord des rivières, l'association à *Tortula lævipila* ne descend pas dans la partie inférieure du tronc baignée par les eaux de crue et occupée alors par le petit groupement muscinal signalé au paragraphe des associations d'eaux courantes et dont *Tortula latifolia* est la caractéristique essentielle. Il faut encore noter que l'association à *Tortula lævipila* existe aussi, sous forme de fragments, sur les pieux de clôture des prairies, sur les ceps de vigne (Tableau XXIII, rel. 10) et dans les haies, sur les branches des arbustes.

---

(1) La composition chimique des écorces — en particulier la présence de certains glucosides — doit également intervenir dans leur peuplement ; la rareté des Muscinées sur le Marronier d'Inde, par exemple, est très probablement attribuable à ce facteur.

Liées à une humidité atmosphérique élevée, mais sensibles aux hivers rigoureux, les espèces caractéristiques de cette association trouvent, pour la plupart, leur optimum climatique dans les plaines du Nord-Ouest de l'Europe et c'est là que l'association présente son développement le plus parfait.

Aux espèces caractéristiques citées ici (Tableau XXIII), il faut encore ajouter, pour compléter la diagnose sociologique, deux Mousses non observées dans le Vexin français : *Ulota phyllantha* et *Leptodon Smithii*. La première de ces deux Mousses est, en Europe (et dans l'Amérique du Nord) une espèce typiquement atlantique qui, de la Vendée aux îles Færoes et à la Norvège, est surtout répandue sur le littoral (1) ; la seconde est plus fréquente dans le Bassin de la Méditerranée où elle participe à une association corticole (2) affine à celle qui est analysée ici, mais plus thermophile, caractérisée surtout par les petites Pleurocarpes, *Fabronia pusilla* et *Habrodon perpusillus*.

A propos de cette dernière espèce, il est intéressant de noter qu'elle se retrouve en plusieurs points de la côte atlantique, en Vendée, par exemple, avec *Ulota phyllantha*, *Orthothricum pulchellum*, *Barbula lævipila* qui manquent dans la région méditerranéenne ; les deux associations sont alors en mélange et l'on pourrait plutôt parler de « races » régionales, l'une atlantique, l'autre méditerranéenne.

16. — ASSOCIATIONS MURALES

Les groupements qui s'installent sur les murs représentent un ensemble assez hétérogène et l'énumération des espèces observées dans le complexe stationnel que réalisent la plupart des murs, très intéressante pour ce qui concerne l'étude des procédés de dispersion des semences, nous apprendrait peu de choses au point de vue sociologique ; en effet, les hasards de la dissémination amènent ici un grand nombre d'espèces accidentelles, pour la plupart échappées des groupements culturaux contigus (1).

---

(1) Sous sa forme saxicole, considérée parfois comme espèce, cette Mousse est strictement maritime ; sous sa forme corticole, elle s'avance assez loin à l'intérieur (Maine-et-Loire, Orne, Seine-et-Oise) [54 ter].

(2) Cette Mousse est également saxicole.

Il faut distinguer, d'une part, les groupements qui s'établissent sur le faîte des murs, et, d'autre part, ceux qui en occupent les parois verticales et dont les constituants se fixent sur les pierres elles-mêmes (lithophytes) ou dans leurs interstices (chasmophytes) ; c'est donc dans ces derniers groupements qu'il faut chercher les associations murales proprement dites.

Sur le faîte des murs, on retrouve, sous forme de fragments mal développés faute de place, plusieurs des associations déjà analysées dans ce mémoire. Quatre associations sont ainsi représentées :

1° lorsque les murs sont couverts en tuiles, la station qui se réalise alors convient à plusieurs des Muscinées de l'association à *Hedwigia albicans* ;

2° sur le mortier incliné qui recouvre certains murs ensoleillés, quelques espèces de l'association à *Grimmia orbicularis* se retrouvent souvent ;

3° sur les murs, de plus en plus rares d'ailleurs, couronnés de chaume, on observe des petits fragments de *Corynephoretum* et des messicoles calcifuges; c'est là également, ainsi que sur les toits de chaume, qu'on peut rencontrer deux espèces depuis longtemps naturalisées mais qui, après avoir été communes, se raréfient avec la disparition des chaumes : *Sempervivum tectorum* et *Iris pumila*.

4° enfin, sur les murs calcaires très dégradés, dont les pierres de faîte ou le mortier désagrégé sont en partie recouverts de terre et de débris organiques, on rencontre, avec un certain nombre des espèces signalées sur les parties horizontales des rochers (cf. p. 745, T. 33 et p. 574), plusieurs plantes des friches et des moissons calcaires.

Voici, à titre d'exemple, deux relevés bien représentatifs du type fragmentaire mixte réalisé dans ce cas :

---

(1) On trouvera d'intéressantes remarques à ce sujet dans un travail de F. Gagnepain sur la flore des murs et des toits de chaume [111].

1. — Faîte d'un mur calcaire ensoleillé, avec plaque de mortier et petites plages terreuses, route du Vexin, entre Hardicourt et Gaillon :

	Didymodon luridus
	Barbula revoluta
	B. unguiculata
	Pterygoneurum cavifolium
	Tortula ruralis
	Crossidium squamigerum
	Funaria hygrometrica
	Bryum argenteum
	B. cespititium
	Camptothecium lutescens
Th	*Bromus tectorum*
H	*Poa compressa*
Th	*Scleropoa rigida*
Gb	*Allium vineale*
Th	*Stellaria media*
Chh	*Cerastium vulgatum*
Th	*Papaver dubium*
H^2	*Lepidium campestre*
Chh	*Sedum acre*
Th	*Saxifraga tridactylites*
Th	*Medicago minima*
Th	*Geranium rotundifolium*
H	*Verbascum phlomoides*
Th	*Crepis virens*
H^2	*Tragopogon dubius*

2. — Faîte d'un mur en pierres calcaires, très chaud, couronné de mortier crevassé, à Limay.

	Placodium fulgens
	Barbula convoluta
	Aloina aloides
	Tortula ruralis
	Grimmia pulvinata
	Homalothecium sericeum
H	*Poa bulbosa*
Th	*Nardurus tenellus*
Th	*Holosteum umbellatum*
Th	*Alsine tenuifolia*
Th	*Cerastium brachypetalum*
H	*Arabis hirsuta*
Th	*Draba verna*
Th	*Hutchinsia petræa*
Th	*Thlaspi perfoliatum*
Chh	*Sedum album*
Th	*Medicago orbicularis*
Th	*Myosotis hispida*
Th	*Lamium amplexicaule*
Th	*Veronica agrestis*
Th	*Valerianella olitoria*

Plusieurs espèces, enfin, notées dans d'autres relevés, sont localisées sur le faîte des murs ensoleillés, *Arabis perfoliata*, *Crepis tectorum*, *Sedum dasyphyllum* et *S. rupestre*, ces deux derniers très rares et naturalisés. Sur le faîte des murs ombragés, *Polypodium vulgare* est souvent abondant avec *Hieracium murorum*, *Poa nemoralis*, *Geranium Robertianum* et autres plantes sciaphiles ; c'est également ici que j'ai observé une petite forme d'*Epilobium montanum* rappelant l'*E. collinum*.

Je n'insisterai pas plus longtemps sur ces groupements pour passer à l'analyse des associations murales proprement dites.

Le type de mur qui convient le mieux au développement de ces associations est le mur en pierres sèches (presque toujours calcaires) ; sur les murs en pierres jointes, c'est seulement lorsque les agents atmosphériques et les Cryptogames ont dégradé le ciment et disjoint les pierres que les plantes murales vasculaires peuvent s'installer.

Les murs en pierres sèches sont de plus en plus rares ; on les remplace à mesure de leur destruction par des murs en pierres jointes mieux entretenus et les individus bien développés d'associations sont d'autant moins fréquents ; on peut encore observer des murs en pierres sèches assez longs à Fontenay-Saint-Père et dans les hameaux qui en dépendent (les Rues, le Moncel), à Seraincourt, à Maudétour, à Omerville, à Vienne-en-Arthies, à Chaussy et dans plusieurs autres localités.

L'association qui s'établit sur ces murs est essentiellement caractérisée par le *Ceterach officinarum*, petite Fougère xérophile, qui n'existe plus d'ailleurs qu'en quelques localités de ce territoire et en petite quantité (Seraincourt, Fontenay-Saint-Père, Fremainville, Maudétour, Chaussy, Trie-Château, Villers-en-Arthies, Genainville) ; d'autres Fougères, moins spécialisées, l'accompagnent toujours, *Asplenium Ruta-muraria*, *A. Trichomanes*, *Polypodium vulgare* et sur les murs plus frais, *Scolopendrium officinale*.

Sur les murs au mortier, la végétation est beaucoup plus variée par suite du voisinage immédiat des jardins et des maisons ; deux espèces peuvent servir ici, par leur abondance et leur spécialisation, à caractériser un deuxième groupement mural, *Parietaria officinalis* et *Chelidonium majus*, toutes deux nitratophiles avérées. Les autres caractéristiques de l'association sont : *Linaria Cymbalaria*, *Centranthus ruber*, *Geranium Robertianum* avec sa variété *purpureum*, *Corydalis lutea*, *Polypodium Robertianum*.

Je citerai encore, parmi les espèces remarquables observées sur les murs secs et découverts, *Diplotaxis tenuifolia*, *Ribes Uva-crispa*, *Melica ciliata*, *Cerastium arvense*, *Lamium album*, *Fumaria capreolata* et trois plantes échappées des jardins, *Antirrhinum majus*, *Leucanthemum Parthenium* et *Petroselinum sativum*.

Les murs frais et ombragés sont la station exclusive du *Geranium lucidum* (RR, Issou) et du *Cardamine hirsuta* (R, Hardricourt, Juziers).

Les vieilles murailles de châteaux et d'églises possèdent également plusieurs espèces particulières : *Cheiranthus Cheiri*, *Hyssopus officinalis*, *Dianthus Caryophyllus* (la Roche-Guyon, Gisors), *Salvia Sclarea* (Meulan, Magny), toutes quatre naturalisées de longue date (1). Le Lierre, enfin, est très répandu sur les vieux murs.

---

(1) Ces deux dernières plantes sont déjà mentionnées dans les Capitulaires de Charlemagne (206, pp. 57-58).

Dans son ensemble, d'ailleurs, la flore murale vasculaire doit à l'Homme la plus grande partie des espèces caractéristiques qui la composent, et il est remarquable de noter qu'en dehors du *Polypodium vulgare,* toutes les autres espèces sont rares ou nulles sur les rochers ; c'est pour cette raison, d'ailleurs, que les associations murales ont été analysées en dehors des associations saxicoles.

Les Muscinées qui s'installent sur les pierres des parois ou dans leurs interstices sont les mêmes que celles des rochers, mais leur nombre est beaucoup plus réduit et les groupements qui correspondent ici aux associations saxicoles analysées dans le paragraphe précédent sont toujours fragmentaires. Je signalerai seulement un petit groupement spécial aux murs humides et ombragés, constitué essentiellement par *Fegatella conica*, *Lunularia Cruciata* et *Marchantia polymorpha* accompagnés généralement de *Scolopendrium officinale.*

17. — ASSOCIATIONS RUDÉRALES

Par suite même de leur instabilité et de leur continuel enrichissement en nouvelles espèces étrangères, les groupements rudéraux sont ceux dont la délimitation est la moins aisée ; seule la détermination des concentrations salines réalisées dans les diverses stations qu'occupent ces groupements pourrait fournir des données discriminatives précises.

Faute de ces données, je me contenterai d'esquisser un groupage provisoire des espèces rudérales d'après les nombreux relevés que j'ai pu effectuer.

Je distinguerai deux groupements principaux, le premier localisé sur les substratums les plus riches en nitrates et dans lequel dominent les Chénopodiacées, le second, moins nitratophile, que l'on pourrait nommer, d'après une de ses caractéristiques à la fois constante et abondante, association à *Hordeum murinum.*

Les décharges publiques, les dépôts de gadoues pour l'épandage, les alentours des fumiers, sont les stations où il faut chercher le premier de ces groupements.

Je donnerai comme exemple concret, la liste suivante qui comporte les espèces que j'ai observées pendant plusieurs années successives sur des dépôts de gadoues, le long de la voie ferrée, entre les Mureaux et Flins :

Th *Digitaria sanguinalis*
Th *Eragrostis minor*
Th *Elymus Caput-Medusæ*
Th *Hordeum murinum*
Th *Panicum miliaceum*
Th *Setaria italica*
Th *Phalaris canariensis*
Th *Cannabis sativa*
H *Urtica dioica*
Th *U. urens*
Th *Polygonum aviculare*
Th *P. Persicaria*
H *Rumex obtusifolius*
Th *Chenopodium glaucum*
Th *Ch. rubrum*
Th *Ch. ficifolium*
Th *Ch. urbicum*
Th *Ch. leptophyllum*
Th *Ch. murale*
Th *Ch. album*
Th *Ch. opulifolium*
Th *Ch. Vulvaria.*
Th *Kochia scoparia*
Th *Amarantus albus*
Th *A. retroflexus*
Th *Atriplex hortensis*
Th *A. patula*
Th *A. hastata*
Th *Portulaca oleracea*
Th *Lepidium ruderale*
Th *L. perfoliatum*
Th *Sisymbrium officinale*
Th *S. Sophia*
Th *S. Sinapistrum*
Th *Euphorbia helioscopia*
Th *Abutilon Avicennæ*
Th *Malva rotundifolia*
H *Verbena officinalis*
Th *Satureia hortensis*
H *Plantago major*
Th *Solanum nigrum*
Th *Nicotiana rustica*
Th *Xanthium Strumarium*
H *Lappa pubens*
H *Tanacetum vulgare*

Cette liste renferme une grande partie des espèces que j'ai pu constater dans des relevés analogues ; je signalerai encore les plantes suivantes observées ailleurs :

Th *Lepidium virginicum*
Th *Xanthium spinosum*
Th *Salsola Kali*
Th *Chenopodium Botrys*
H *Amarantus deflexus*
Th *Datura Stramonium*

On remarque, dans ces listes, à côté de nombreuses espèces accidentelles comme *Abutilon Avicennæ*, *Satureia hortensis*, *Panicum miliaceum*, qui ne persistent pas, même si la station demeure, d'autres espèces récemment introduites dans le Bassin de Paris et qui s'y répandent rapidement et en abondance ; c'est le cas pour *Chenopodium leptophyllum*, *Ch. ficifolium*, *Lepidium perfoliatum* qui voisinent ici avec des rudérales ayant depuis longtemps acquis droit de cité, telles *Chenopodium Vulvaria* ou *Lappa pubens.*

Le groupement rudéral qui s'établit dans les rues négligées des villages, au pied des murs, le long des haies et des sentes, est bien moins riche en nitratophiles typiques et constitue un groupement moins ouvert, plus herbeux que le précédent et beaucoup moins instable.

Les trois relevés suivants, qui se rapportent à trois types assez divers de ce groupement vicinal, donneront une idée suffisamment approchée de sa constitution générale.

1. — Bas-côtés d'une rue pavée, un peu humide, à Mézy :

Th	*Setaria verticillata*	H	*Chelidonium majus*
Th	*Hordeum murinum*	H^2 (Th)	*Nasturtium silvestre*
Th	*Bromus sterilis*	Th	*Sisymbrium officinale*
Th	*Poa annua*	H	*Ranunculus repens*
Grh	*Agropyrum repens*	H	*Potentilla Anserina*
Th	*Polygonum aviculare*	Th	*Euphorbia Peplus*
Th	*Urtica urens*	Th	*E. helioscopia*
H	*U. dioica*	H	*Lamium album*
H	*Rumex pulcher*	Th	*L. purpureum*
H	*R. obtusifolius*	H	*Verbena officinalis*
Th	*Chenopodium murale*	Th	*Veronica persica*
Th	*Ch. album*	H	*Plantago major*
Th	*Amarantus silvestris*	H^2	*Cirsium lanceolatum*
Th	*Atriplex hastata*	H	*Artemisia vulgaris*
Th	*Stellaria media*	H	*Lappa minor*
H	*Saponaria officinalis*		

2. — Berges de la Seine, à Andrésy, le long d'un mur.

Th	*Hordeum murinum*	Th	*Diplotaxis viminea*
H	*Lolium perenne*	Th	*Sisymbrium Sophia*
Grh	*Agropyrum campestre*	Th	*Euphorbia helioscopia*
Th	*Poa annua*	Grh	*Convolvulus arvensis*
Th	*Urtica urens*	H	*Verbena officinalis*
H	*Parietaria officinalis*	H (Chh	*Ballota nigra*
Th	*Polygonum aviculare*	Th	*Lamium purpureum*
Th	*Chenopodium Vulvaria*	Th	*Veronica persica*
Th	*Ch. murale*	Th	*Gallium Aparine*
Th	*Ch. album*	Th	*Senecio vulgaris*
Th	*Amarantus Blitum*	H^2	*Helminthia echioides*
Th	*A. albus*	Th	*Lampsana communis*
Th	*Atriplex hastata*	H^2	*Lactuca Scariola*
Th	*Senebiera Coronopus*	Th	*Matricaria discoidea*
Th	*Capsella Bursa-Pastoris*	H^2	*Carduus crispus*
H	*Diplotaxis tenuifolia*	Grh	*Cirsium arvense*

3. — Rue à Tripeval, au pied d'un mur ensoleillé.

Th	*Hordeum murinum*	Th	*Stellaria media*
Th	*Bromus sterilis*	Th	*Geranium molle*
Th	*Poa annua*	Th	*G. pusillum*
Th	*Urtica urens*	Th	*Euphorbia Peplus*
Th	*Polygonum aviculare*	Th	*Malva rotundifolia*
Th	*Chenopodium glaucum*	Th	*Anthriscus vulgaris*
Th	*Ch. Vulvaria*	Th	*Hyoscyamus niger*
Th	*Fumaria capreolata*	Th	*Lamium amplexicaule*
H	*Diplotaxis tenuifolia*	Th	*Silybum Marianum*
Th	*Sisymbrium Irio*	H^2	*Carduus tenuiflorus*
Th	*Eruca sativa*	H (Chh)	*Marrubium vulgare*
Th	*Capsella rubella*		

Ce dernier relevé est remarquable par la présence de plusieurs espèces méridionales ; *Capsella rubella*, *Eruca sativa*, *Sisymbrium Irio*, *Silybum Marianum*, *Carduus tenuiflorus*, *Hyoscyamus niger* qui sont nulles ou très rares ailleurs qu'aux expositions chaudes des côteaux de la Seine.

Parmi les espèces citées dans ces trois relevés, plusieurs ont une valeur caractéristique élevée, ce sont : *Hordeum murinum*, *Rumex pulcher*, *R. obtusifolius*, *Chenopodium murale*, *Ch. Vulvaria*, *Amarantus Blitum*, *A. silvestris*, *Senebiera Coronopus*, *Sisymbrium Irio*, *Diplotaxis viminea*, *Eruca sativa*, *Anthriscus vulgaris*, *Hyoscyamus niger* auxquelles il faut ajouter les espèces suivantes notées dans d'autres relevés, *Chenopodium Bonus-Henricus*, *Conium maculatum*, *Borrago officinalis*, *Leonurus Cardiaca*, qui toutes quatre sont ailleurs rares. *Parietaria officinalis* et *Chelidonium majus* ont ici une valeur caractéristique bien plus faible que dans l'association murale où elles sont si répandues.

Comme je l'ai signalé à plusieurs reprises au cours de ce mémoire, les rudérales s'introduisent dans un certain nombre de groupements et il en résulte des groupements mixtes qui occupent des surfaces importantes ; je rappelerai seulement les groupements mixtes des vases et sables fluviatiles, des berges herbeuses, des bosquets d'Ormes, des talus ferroviaires, les divers types de friches. Enfin, nous verrons au paragraphe suivant, la part importante que prennent les rudérales dans la constitution des florules de cultures sarclées avec lesquelles elles ont beaucoup de caractéristiques communes.

Au point de vue des types biologiques, les groupements rudéraux rapidement analysées ici, sont, comme tous les groupements ouverts, caractérisés par une proportion très élevée de Thérophytes. Parmi celles-ci, presque toutes (1) germent au printemps pour fleurir et grainer à la fin de l'été lorsque la concentration saline du sol est la plus élevée : ce sont, pour employer la terminologie de Gola [121], des espèces *perhalicoles anastatiques*, c'est-à-dire des espèces qui ont à subir, durant les phases successives de leur développement, des concentrations salines de plus en plus grandes (2).

Comme la plupart des espèces qui les constituent, ces groupements rudéraux ont une aire géographique considérable ; la grande majorité des rudérales est, en effet, cosmopolite et la répartition de ces plantes est bien plus sous la dépendance des facteurs édaphiques et biotiques que sous celles des facteurs climatiques.

---

(1) Sauf les espèces méridionales signalées au relevé 3.

(2) Les Muscinées sont très rares dans les groupements rudéraux de même que dans les groupements halophiles ; je n'ai observé que *Marchantia polymorpha*, *Funaria hygrometrica*, *Barbula unguiculata*, *Leptobryum piriforme*.

⁂

On peut rattacher aux groupements rudéraux le petit groupement secondaire qui s'établit sur le ballast des voies ferrées : très hétérogène dans son ensemble et essentiellement variable d'une année à l'autre, ce groupement comporte néanmoins un nombre assez élevé d'espèces constantes qui se retrouvent invariablement sur toutes les voies ferrées. Je citerai seulement les suivantes :

Grh	*Equisetum arvense*
H	*Lolium perenne*
Grh	*Agropyrum repens*
Th	*Setaria viridis*
Th	*Polygonum Persicaria*
Th	*P. Convolvulus*
Th	*P. aviculare*
Th	*Chenopodium album*
Th	*Sinapis arvensis*
Th	*Brassica Napus*
H	*Lepidium Draba*
H	*Potentilla reptans*
Th	*Medicago Lupulina*
Th	*Euphorbia helioscopia*
H^2	*Pastinaca silvestris*
Th	*Anagallis arvensis*
Grh	*Convolvulus arvensis*
Th	*Galeopsis Ladanum*
Th	*Linaria striata*
H	*L. vulgaris*
H	*Artemisia vulgaris*
Th	*Erigeron canadensis*
Th	*Senecio viscosus*
Th	*S. vulgaris*
Grh	*Cirsium arvense*

Le total des espèces que j'ai observées dans cette station dépasse cent cinquante : on y trouve, avec quelques espèces caractéristiques comme *Eragrostis minor* et *Senecio viscosus*, la plupart des plantes cultivées, céréales, plantes fourragères, plantes potagères, dont les semences s'échappent des wagons de marchandises.

Le nettoyage périodique de la voie ferrée réalise ici des conditions comparables à celles des cultures sarclées : il s'établit une sélection parmi les espèces dont les semences ont été apportées soit par le trafic, soit par les facteurs de dissémination naturelle, les Thérophytes et les plantes à rhizome (Géophytes ou Hémicryptophytes) étant les plus aptes à supporter les fréquents binages du ballast et l'échauffement estival considérable réalisé dans cette station.

18. — ASSOCIATIONS DES CULTURES SARCLÉES

Les principales cultures sarclées de ce territoire sont, en dehors des jardins potagers, la Pomme de terre, la Betterave (Betterave à sucre et Betterave fourragère) qui occupe de grandes superficies sur les plateaux de limons entre Pontoise et Magny, principalement) et les grandes cultures maraichères des plaines alluviales soumises en partie à l'épandage (1).

Quant aux vignobles qui couvraient autrefois une partie des côtes ensoleillées de la Seine, ils n'ont plus qu'une faible importance : les seules vignes de quelque étendue se trouvent autour de Chanteloup et produisent un petit vin aigrelet et clair dont la réputation locale est, d'ailleurs, surfaite.

Malgré les soins culturaux, les mauvaises herbes qui végètent dans les différents types de cultures sarclées sont nombreuses ; ce sont pour la plupart, des messicoles et des rudérales. Ces dernières, particulièrement bien représentées dans les terres très fumées, y retrouvent les concentrations salines élevées qui leur conviennent.

Avec plusieurs espèces localisées à peu près exclusivement dans les cultures sarclées, ces rudérales constituent le fonds caractéristique de l'association qui accompagne ces cultures.

De nombreux relevés établis dans les diverses cultures sarclées me permettent d'établir comme suit la constitution générale du groupement :

EXCLUSIVES ET ELECTIVES

Th	*Digitaria sanguinalis*	PC	**Th**	*Thlaspi arvense*	R
Th	*Setaria verticillata*	R	**Th**	*Mercurialis annua*	CC
Th	*Chenopodium hybridum*	C	**Th**	*Lamium hybridum*	R
Th	*Ch. polyspermum*	PC	**Th**	*Calendula arvensis*	PC
Th	*Portulaca oleracea*	PC	**Th**	*Sonchus asper*	CC
Th	*Fumaria micrantha*	RR	**Th**	*S. oleraceus*	CC

PRÉFÉRANTES

Th	*Digitaria filiformis*	RR	**Th**	*Æthusa Cynapium*	CC
Th	*Urtica urens*	C	**Th**	*Malva rotundifolia*	PC
Th	*Amarantus retroflexus*	C	**Th**	*Anchusa arvensis*	C
Th	*A. silvestris*	PC	**Th**	*Solanum nigrum*	CC
Th	*Sinapis arvensis*	CC	**Th**	*Linaria Elatine*	C
Th	*Diplotaxis muralis*	R	**Th**	*L. spuria*	CC
Th	*Geranium dissectum*	CC	**Th**	*Veronica hederifolia*	C
Th	*Euphorbia helioscopia*	CC	**Th**	*V. polita*	R
Th	*E. Peplus*	C	**Th**	*Senecio vulgaris*	CC

---

(1) Comme tout le Bassin de Paris, le Vexin français est trop bien connu au point de vue agricole pour qu'il soit nécessaire d'insister sur la repartition et l'étendue des cultures, ce qui, d'ailleurs, sortirait du cadre de ce travail ; on trouvera dans les Annuaires départementaux et les Statistiques agricoles tous les renseignements concernant ces questions.

ACCESSOIRES PRINCIPALES

Th	*Setaria viridis*	CC
Grh	*Cynodon Dactylon*	RR
Th	*Echinochloa Crus-Galli*	PC
Th	*Polygonum lapathifolium*	PC
Th	*P. Persicaria*	C
Th	*P. aviculare*	CC
Th	*P. Convolvulus*	CC
Th	*Chenopodium album*	CC
Th	*Atriplex patula*	CC
Th	*Stellaria media*	C
Th	*Fumaria officinalis*	CC
Th	*Capsella Bursa Pastoris*	CC
Th	*Ranunculus repens*	C
Th	*Geranium pusillum*	C
Th	*Erodium cicutarium*	C
Th	*Anagallis arvensis phœnicea*	CC
Grh	*Convolvulus arvensis*	C
Th	*Antirrhinum Orontium*	R
Th	*Veronica persica*	C
Th	*Lamium amplexicaule*	C
Th	*Stachys arvensis*	C
Th	*Sherardia arvensis*	C
Th	*Valerianella olitoria*	C
Grh	*Cirsium arvense*	C
Th	*Lampsana communis*	C
Grh	*Sonchus arvensis*	C

La répartition édaphique de certaines espèces appelle quelques remarques.

Plusieurs plantes ne s'écartent guère des champs sablonneux, telles *Digitaria sanguinalis*, *D. filiformis*, *Amarantus retroflexus*, *Malva rotundifolia*, *Anchusa arvensis*, *Diplotaxis muralis*, *Portulaca oleracea*, *Echinochloa Crus-Galli*, *Polygonum lapathifolium*, ces deux dernières dans les sables frais.

D'autres, comme *Calendula arvensis*, *Fumaria micrantha*, *Mercurialis annua*, *Æthusa Cynapium*, *Sinapis arvensis*, *Ranunculus repens*, *Sonchus arvensis* ne sont abondantes que dans les terres calcaires ou argilo-calcaires.

L'abondance du *Calendula arvensis* dans les champs et les vergers de la vallée de la Seine et sa rareté ou son absence dans les petites vallées secondaires ainsi que sur les plateaux est un fait assez remarquable ; la répartition de cette espèce coïncide avec l'extension des anciennes vignes. Avec *Muscari neglectum*, *Aristolochia Clematitis*, *Physalis Alkekengi*, *Tulipa silvestris*, *Allium vineale*, *A. oleraceum*, cette Composée représente une petite association créée par la culture de la Vigne et aujourd'hui dissociée.

Le spectre biologique de l'association des cultures sarclées est très homogène et caractérisé par une proportion considérable de Thérophytes (plus de 90 0/0) ; parmi les plantes vivaces, seuls les Géophytes peuvent se maintenir malgré les sarclages répétées.

La plupart des Thérophytes germent et se développent en été et à l'automne, après le dernier sarclage ou binage ; plusieurs peuvent même germer en toute saison, comme *Calendula arvensis*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus*, *Anagallis phœnicea*. Toutes sont remarquables par la rapidité de leur développement qui permet plusieurs générations chaque année.

Comme les espèces des associations rudérales, les plantes des cultures sarclées ont une aire d'extension artificielle considérable ; plusieurs sont originaires de l'Amérique du Nord, les autres, plus nombreuses, du Bassin de la Méditerrannée et de l'Asie mineure.

Des groupements comparables à celui que j'ai analysé ici se retrouvent dans une grande partie de l'Hémisphère Nord ; je donnerai seulement, à titre de comparaison et pour montrer l'uniformité de la florule des cultures sarclées, la liste suivante des cotonnières du Turkestan [99 bis] : *Echinochloa Crus-Galli*, *Polygonum aviculare* *Chenopodium album*, *Amarantus retroflexus*, *A. silvestris*, *Portulaca oleracea*, *Stellaria media*, *Sisymbrium Columnæ*, *Lepidium latifolium*, *Tribulus terrestris*, *Malva rotundifolia*, *Convolvulus arvensis*, *Datura Stramonium*, *Solanum nigrum*, *Plantago major*, *Cirsium arvense*.

19. — ASSOCIATIONS MESSICOLES

Les associations messicoles sont parmi les plus riches et les mieux individualisées des associations analysées dans cette monographie, celles aussi qui sont représentées par le plus grand nombre d'individus bien développés.

Le cortège floristique des moissons comporte, en effet, un très grand nombre d'espèces caractéristiques, presque toutes annuelles, qui disparaissent pour la plupart quand les céréales sont remplacées par d'autres cultures.

De fait, beaucoup de ces Thérophytes, messicoles obligatoires, sont exceptionnelles en dehors des moissons et si quelques unes se rencontrent çà et là dans des groupements ouverts — talus récents, clairières ou décombres — c'est toujours sporadiquement et par individus isolés.

A côté des messicoles obligatoires, la flore des moissons comprend un nombre important d'espèces qui végètent également dans d'autres groupements : murs, rochers, bruyères, pelouses discontinues, grèves d'étangs, etc. ; il est, par suite, assez difficile pour quelques unes de ces plantes de décider si elles appartiennent à la flore messicole proprement dite ou si elles s'y introduisent secondairement.

Ces espèces accessoires et accidentelles sont d'autant plus nombreuses que les champs sont plus isolés au milieu d'autres groupements et de superficie plus réduite. On peut comparer à cet égard les immenses pièces de terre des plateaux de grande culture et les petites enclaves des coteaux calcaires ou des hautes buttes tertiaires : les premières renferment presque uniquement des messicoles typiques tandis que les secondes présentent toujours de nombreuses espèces accessoires ou accidentelles émigrées des groupements contigus.

Les multiples relevés de moissons exécutés dans ce territoire se répartissent en deux groupes distincts qui constituent deux associations bien individualisées :

1. Moissons calcaires à *Caucalis daucoides* et *Stachys annua* ;

2. Moissons siliceuses à *Chrysanthemun segetum* et *Myosurus minimus*.

Les moissons calcaires sont généralement constituées par le Froment et l'Avoine, plus rarement par l'Orge ou le Seigle, cette dernière céréale étant surtout cultivée sur les sols siliceux.

1. — Moissons calcaires à *Caucalis daucoides* et *Stachys annua*

Ces moissons occupent des surfaces considérables sur les plateaux calcaires recouverts de limons où elles alternent avec les cultures sarclées, Betteraves et Pommes de terre ; on les rencontre également, mais beaucoup moins développées en étendue, sur la craie, le calcaire grossier, les sables nummulitiques et dans les aires non décalcifiées des alluvions anciennes.

Cette association comporte, avec un nombre considérable de caractéristiques calcicoles, une trentaine de messicoles qui, sans préférence édaphique marquée, fréquentent à la fois les moissons calcaires et les moissons siliceuses : ce sont les caractéristiques du groupe des moissons.

La liste suivante qui synthétise un grand nombre de relevés exprime la constitution générale de l'association à *Caucalis daucoides* et *Stachys annua* :

EXCLUSIVES

Th	*Lolium temulentum*	R	**Th**	*A. autumnalis*	PC
Th	*Adonis estivalis*	R	**Th**	*Papaver hispidum*	RR
Th	*A. flammea*	RR (?)	**Th**	*Fumaria Vaillantii*	PC

Th	*Neslia paniculata*	R
Th	*Erysimum orientale*	RR
Th	*Vicia hybrida*	RR
Th	*Passerina annua*	RR
Th	*Caucalis daucoides*	C
Th	*Bupleurum rotundifolium*	R
Th	*Turgenia latifolia*	RR
Th	*Bifora radians*	RR
Th	*Ajuga Chamæpitys*	CC
Th	*Teucrium Botrys*	CC
Th	*Stachys annua*	CC
Th	*Veronica præcox*	R
Th	*Odontites Jaubertiana*	RR
Th	*Galium tricorne*	C
Th	*Valerianella Morisonii*	C
Th	*V. coronata*	R

ELECTIVES ET PRÉFÉRANTES

Th	*Bromus secalinus*	RR
Th	*Avena fatua*	PC
Th	*Nigella arvensis*	PC
Th	*Delphinium Consolida*	CC
Th	*Saponaria Vaccaria*	R
Th	*Fumaria parviflora*	C
Th	*Sinapis alba*	PC, Idt
Th	*S. arvensis*	CC, Idt
Th	*Iberis amara* (1)	C
Th	*Thlaspi perfoliatum*	R
Th	*Melilotus arvensis*	C
Th	*Vicia varia*	R
Th	*V. purpurascens*	R
H	*Lathyrus tuberosus*	R
Th	*L. Aphaca*	C
Th	*Euphorbia exigua*	CC
Th	*Torilis nodosa*	R
Th	*V. helvetica*	PC
H	*Falcaria Rivini*	R
Gb	*Carum Bulbocastanum*	R
Th	*Æthusa Cynapium*	CC
Th	*Anagallis arvensis cærulea*	C
Th	*Myosotis hispida*	R
Th	*Calamintha Acinos*	CC
Th	*Galeopsis Ladanum*	CC, IR
Th	*Melampyrum arvense*	PC
Th	*Odontites rubra*	CC
Th	*Linaria supina*	C
Th	*Galium parisiense*	PC
Th	*Asperula arvensis*	RR
Th	*Valerianella eriocarpa*	RR
Th	*Filago spathulata*	CC
Grh	*Lactuca perennis*	R

MESSICOLES INDIFFÉRENTES

Gb	*Gagea arvensis*	RR
Th	*Setaria viridis*	C
Th	*Agrostis Spica-venti*	R
Th	*Alopecurus agrestis*	CC
Gb	*Muscari comosum*	CC
Th	*Lychnis Githago*	C
Th	*Herniaria hirsuta*	PC
Th	*Ranunculus arvensis*	C
Th	*Papaver Rhœas*	CC
Th	*P. Argemone*	PC
Th	*Raphanus Raphanistrum*	CC
Th	*Vicia villosa*	R
Th	*Medicago polycarpa*	PC
Th	*Viola arvensis*	CC
Th	*Lathyrus hirsutus*	R
Th	*Scandix Pecten-Veneris*	CC
Th	*Lithospermum arvense*	C
Th	*Myosotis hispida*	C
Th	*Mentha arvensis*	CC
Th	*Linaria minor*	PC
Th	*Valerianella Auricula*	PC
Th	*V. carinata*	PC (?)
Th	*Specularia Speculum*	C
Th	*S. hybrida*	PC
Th	*Centaurea Cyanus*	CC
Th	*Matricaria Camomilla*	PC
Th	*M. inodora*	C
Th	*Anthemis arvensis*	R
Th	*A. Cotula*	PC

ACCESSOIRES PRINCIPALES

Grh	*Equisetum arvense*	PC
Th	*Polygonum aviculare*	CC
Th	*P. Convolvulus*	CC
H	*Rumex crispus*	C
Th	*Chenopodium album*	C
Th	*Holosteum umbellatum*	C
Th	*Arenaria serpyllifolia*	CC
Chh	*Cerastium arvense*	PC

---

1) et var. *arvatica*, PC.

H	*Lychnis vespertina*	C
Th	*Herniaria glabra*	R
H	*Ranunculus repens*	C
H	*Lepidium Draba*	PC
H	*Reseda lutea*	C
Th	*Saxifraga tridactylites*	C
Th	*Mercurialis annua*	PC
Th	*Euphorbia helioscopia*	C
H^2	*Daucus Carota*	C
H^2	*Pastinaca silvestris*	C
Th	*Anagallis arvensis phænicea*	CC
Grh	*Convolvulus arvensis*	CC
H	*Linaria vulgaris*	C
Th	*Rhinanthus Alectorolophus*	PC
Th	*Sherardia arvensis*	CC
H	*Knautia arvensis*	CC
Grh	*Cirsium arvense*	CC
Th	*Sonchus asper*	C
Grh	*S. arvensis*	C
H^2	*Picris hieracioides*	C

Parmi les espèces citées ici, un certain nombre ont des exigences édaphiques spéciales qui les localisent sur certains sols. Ainsi, *Valerianella coronata*, *Veronica præcox* ne s'écartent pas des sols sableux, tandis que *Passerina annua*, *Carum Bulbocastanum*, *Torilis nodosa* recherchent les sols pierreux et sont surtout répandus dans les moissons maigres du calcaire grossier.

Dans les terres abondamment fumées des plateaux de grande culture, beaucoup de messicoles typiques manquent et l'on observe alors plusieurs espèces des cultures sarclées qui se développent après la moisson, telles que *Mercurialis annua*, *Polygonum aviculare*, *Setaria viridis*, *Euphorbia helioscopia*, les *Sonchus*.

Comme le spectre biologique des cultures sarclées, celui des moissons est très homogène et comprend presque uniquement des Thérophytes, type le mieux adapté aux sols périodiquement remués ; parmi les plantes vivaces, les Géophytes sont celles qui s'accomodent le mieux des labours et la multiplication de certaines d'entre elles en est même favorisée, comme c'est le cas, en particulier, pour *Cirsium arvense*.

Dans les terres insuffisamment préparées, la proportion des Thérophytes peut s'abaisser de façon notable au profit des plantes vivaces tandis que l'inverse se produit dans les aires de culture intensive.

D'après l'ordre de leur évolution saisonnière, on peut distinguer trois catégories de messicoles :

1. Les messicoles vernales, petites plantes à développement rapide qui germent à l'automne ou en hiver, pour fleurir et fructifier alors que la céréale est encore en herbe, telles les Valérianelles, *Veronica præcox*, *Holosteum*, etc. ; ce groupe est beaucoup mieux représenté dans les moissons siliceuses.

2. Les messicoles estivales dont l'évolution coïncide avec celui de la céréale ; ce sont les plus nombreuses et comme le fait remarquer avec justesse J. Braun-Blanquet « si les représentants du premier groupe gênent peu le développement de la moisson, il y a lutte continue entre les mauvaises herbes estivales et l'espèce cultivée. Leurs graines récoltées avec la céréale, sont sans cesse ressemées inconsciemment avec elle » [27, p. 187]. Les *Adonis,* les *Papaver,* les Vesces, les Gesses, *Nigella arvensis, Delphinium Consolida, Caucalis daucoides* etc. rentrent dans cette catégorie.

3. Les messicoles autumnales qui sont, comme les petites Thérophytes vernales, des espèces de petite taille qui germent dès après la moisson et fleurissent tard en saison. Je citerai, parmi les plus remarquables, *Passerina annua, Ajuga Chamæpitys, Stachys annua, Teucrium Botrys, Euphorbia exigua, Galeopsis Ladanum* : cette dernière espèce, qui domine très souvent dans les chaumes à la fin de l'été détermine un aspect saisonnier très particulier qui fait reconnaître à distance les moissons calcaires.

Une stratification bien nette s'établit ainsi entre les espèces de ces trois catégories et la céréale, stratification qui serait, d'après les agronomes russes [149], en rapport avec les coefficients de voilure respectifs des semences de ces messicoles, anémochores pour la plupart.

La prédominance des espèces méridionales dans les moissons est un fait signalé depuis longtemps et qui se vérifie constamment par l'introduction d'éléments méditerranéens ; c'est ainsi que pour le Bassin de Paris, on peut signaler l'apparition durant ces dernières décades de plusieurs espèces comme *Bupleurum protractum, Bifora radians,* divers *Vicia* et *Lathyrus,* etc. Si l'introduction de ces messicoles s'explique facilement par un apport direct avec les semences des céréales, leur persistance dans un climat plus froid est moins aisée à interpréter. J. Laurent admet que ces messicoles méridionales trouvent dans les sols cultivés « un milieu tout à la fois plus humide et plus riche en sels nutritifs, circonstances qui peuvent neutraliser les effets des basses températures » [161, p. 262].

Dans le Bassin de Paris, l'association des moissons calcaires est particulièrement bien réalisée dans les plaines beauceronnes [16, 98], dans le Soissonnais [157 bis] en Champagne où elle s'enrichit d'espèces caractéristiques exclusives comme *Androsace maxima*, *Calepina Corvini*, *Buffonia macrosperma*, *Euphorbia falcata*, *Ceratocephalus falcatus* (161).

2. — Moissons siliceuses à *Chrysanthemum segetum* et *Myosurus minimus*

Dans nos limites, les moissons siliceuses sont bien moins étendues que les moissons calcaires et leur cortège floristique est, par suite moins riche.

Les moissons siliceuses sont surtout bien développées sur les sables de Fontainebleau, les sables de Beauchamp et les sables de Marines ; sur l'argile à meulière et sur les alluvions anciennes siliceuses l'association est plus rare et représentée par des types un peu différents.

Comme pour les moissons calcaires, je me contenterai de donner une liste synthétique résumant les très nombreux relevés que j'ai effectués.

EXCLUSIVES

Th	*Briza minor*	RR	Th	*Linaria arvensis*	RR
Th	*Silene gallica*	PC	Th	*Chrysanthemum segetum*	R
Th	*Spergularia segetalis*	R	Th	*Arnoseris minima*	R
Th	*Myosurus minimus*	PC	Th	*Filago gallica*	PC
Th	*Veronica acinifolia*	R			

ELECTIVES ET PRÉFÉRANTES

Th	*Setaria glauca*	PC	Th	*Alchimilla arvensis*	CC
Th	*Mibora verna*	CC	Th	*Lythrum hyssopifolium*	R
Th	*Spergula arvensis*	CC	H	*Oxalis stricta*	PC
Th	*Sagina apetala*	C	Th	*Myosotis versicolor*	C
Th	*Spergularia rubra*	PC	Th	*Anchusa arvensis*	C
Th	*Gypsophila muralis*	R	Th	*Stachys arvensis*	C
Th	*Scleranthus annuus*	CC	Th	*Veronica triphyllos*	C
Th	*Montia minor*	PC	Th	*Filago arvensis*	R
Th	*Ranunculus Sardous*	C	Th	*Hypochœris glabra*	C
Th	*Sisymbrium Thalianum*	CC			
Th	*Trifolium arvense*	CC			

MESSICOLES INDIFFÉRENTES

Gb	*Muscari comosum*	PC	Th	*Papaver Rhœas*	C
Th	*Setaria viridis*	C	Th	*P. Argemone*	CC
Th	*Agrostis Spica-Venti*	PC	Th	*Raphanus Raphanistrum*	CC
Th	*Alopecurus agrestis*	R	Th	*Vicia villosa*	RR
Gb	*Gagea arvensis*	RR	Th	*Medicago polycarpa*	PC
Th	*Lychnis Githago*	PC	Th	*Viola arvensis*	CC
Th	*Herniaria hirsuta*	C	Th	*Lathyrus hirsutus*	R
Th	*Ranunculus arvensis*	CC			

Th	*Scandix Pecten-Veneris*	CC
Th	*Lithospermum arvense*	PC
Th	*Myosotis hispida*	C
Th	*Mentha arvensis*	CC
Th	*Linaria minor*	R
Th	*Valerianella Auricula*	R
Th	*V. carinata*	R
Th	*Specularia Speculum*	PC
Th	*S. hybrida*	PC
Th	*Centaurea Cyanus*	C
Th	*Matricaria inodora*	C
Th	*M. Camomilla*	R
Th	*Anthemis Cotula*	R
Th	*A. arvensis*	R

ACCESSOIRES PRINCIPALES

Th	*Juncus bufonius*	R
H (Grh)	*Rumex Acetosella*	CC
Th	*Polygonum Persicaria*	C
Thh	*Sagina procumbens*	C
Th	*Cerastium glomeratum*	C
Th	*Holosteum umbellatum*	C
Th	*Arenaria serpyllifolia*	C
Th	*Draba verna*	CC
Th	*Trifolium minus*	CC
Th	*Erodium cicutarium*	CC
Th H	*Hypericum humifusum*	C
Th (H)	*Veronica serpyllifolia*	C
Th	*V. arvensis*	CC
Th	*Sehrardia arvensis*	PC
Th	*Gnaphalium uliginosum*	C
Th	*Filago canescens*	R
Th	*Erigeron canadensis*	PC
Grh	*Cirsium arvense* (1)	PC
H	*Thrincia hirta*	C
Th	*Sherardia arvensis*	PC

Au point de vue édaphique, on peut distinguer deux variétés de cette association : l'une, localisée sur les sables les plus secs, l'autre, spéciale aux sols très mouillés en hiver, comme l'argile à meulière ou la base des sables de Fontainebleau.

Ces deux variétés peuvent d'ailleurs se trouver juxtaposées dans une même moisson, lorsque les deux types de sols y sont réalisés.

C'est dans les moissons sèches, que *Mibora verna*, *Trifolium arvense*, *Linaria arvensis*, *Veronica triphyllos*, *Filago arvensis*, *Anchusa arvensis* sont surtout abondants, tandis que *Myosurus minimus*, *Spergularia segetalis*, *Ranunculus Sardous*, *Lythrum hyssopifolium*, *Montia minor*, pour ne citer que des caractéristiques, fréquentent presqu'exclusivement les moissons inondées l'hiver.

Tandis que la végétation muscinale des moissons calcaires se réduit à un petit nombre d'espèces, dont la plupart ont déjà été signalées dans les prairies artificielles (*Eurhynchium prælongum*, *Bryum erythrocarpum*, *Pottia minutula*, *Phascum cuspidatum*, *Barbula unguiculata*), les Muscinées sont représentées ici par de nombreuses espèces.

Je citerai les suivantes :

---

(1) et var. *mite*, R.

Sphærocarpus terrestris
S. californicus
Fossombronia pusilla
Haplozia crenulata
Anthoceros lævis
A. punctatus
Archidium alternifolium
Pleuridium alternifolim
Ceratodon purpureus
Dicranella varia
Fissidens incurvus
Barbula fallax
Acaulon muticum
Phascum cuspidatum
Pottia minutula
Ephemerum serratum
Funaria fascicularis
Pohlia annotina
Bryum intermedium
B. argenteum
B. erythrocarpum
Philonotis fontana
Eurhynchium prælongum

Presque toutes ces Muscinées sont localisées dans les moissons inondées l'hiver ; ce sont pour la plupart des espèces annuelles qui se développent rapidement à l'automne après la moisson, au printemps et même en hiver, tels les *Sphærocarpus*.

Lorsqu'elle est développée sur des sables secs, l'association des moissons siliceuses présente des rapports floristiques évidents avec le *Corynephoretum* tandis qu'elle se rapproche de l'association à *Cicendia filiformis* lorsqu'elle est installée sur des sables humides ou sur l'argile à meulière.

Le nombre des Thérophytes est encore plus élevé ici que dans l'association des moissons calcaires ; les Thérophytes vernales qui germent à l'automne comme *Myosurus minimus*, *Veronica acinifolia*, *V. triphyllos*, *Sisymbrium Thalianum*, *Myosotis versicolor* etc. y sont bien mieux représentées. Parmi les espèces qui se développent après la moisson, je citerai surtout : *Setaria glauca*, *Stachys arvensis*, *Gypsophila muralis*.

Dans le Bassin de Paris l'association à *Chrysanthemum segetum* et *Myosurus minimus* est particulièrement bien représentée sur le plateau de Brie [116], dans le pays de Bray, dans le Perche, en Sologne, dans le Hurepoix.

Parmi les espèces caractéristiques que je n'ai pas observées dans le Vexin français, je citerai : *Galeopsis dubia* et *Bartsia viscosa*.

En dehors du Bassin de Paris, de bons types de cette association s'observent dans l'Ouest granitique ainsi que dans les Ardennes, les Vosges, les Cévennes [27], dans le Morvan, dans le Lyonnais [167].

CHAPITRE III

CONSIDÉRATIONS D'ENSEMBLE

L'analyse phytosociologique détaillée qui a fait l'objet du chapitre précédent va me permettre de formuler ici quelques remarques plus générales.

Les unes se rapportent à la valeur relative et à l'évolution des groupements végétaux dans ce territoire ; les autres, concernant la répartition des groupements et des espèces par rapport aux grandes subdivisions physiographiques du Vexin français esquissées au début de ce mémoire, m'amèneront à comparer ce « pays» aux « pays » limitrophes et à fixer ses caractères botaniques dans l'ensemble du Bassin de Paris et de la « région » parisienne.

Ces considérations géographiques, très écourtées ici, seront développées de façon complète dans une monographie phytogéographique générale du Bassin de Paris.

I. — VALEUR RELATIVE DES GROUPEMENTS

L'application de la méthode sociologique comparée m'a permis de distinguer dans ce territoire, en me basant sur l'analyse différentielle d'un nombre considérable de relevés, une soixantaine de groupements dont l'importance locale et la valeur relative sont assez différentes.

Entre les associations pleinement développées et représentées par de nombreux individus, qui trouvent dans ce territoire les conditions climatiques et édaphiques qui leur conviennent et les groupements mal évolués faute de place ou parce qu'ils sont à la périphérie de leur aire, on constate tous les types intermédiaires.

Si l'on considère les groupements en eux-mêmes, dans leur constitution sociologique, on constate de même des différences fondamentales entre les associations hautement individualisées par une proportion élevée d'espèces caractérisques et ces groupements mal évolués qu'on ne peut reconstituer que par l'examen d'un grand nombre de fragments ou par une comparaison minutieuse avec des individus bien développés provenant d'autres territoires.

Dans un territoire cultivé de très longue date comme celui-ci, il peut également être utile de considérer les groupements au point de vue de leur caractère primitif.

A cet égard, on peut distinguer toute une série de types depuis les groupements dont la composition et la constitution sont peu ou pas altérées par l'influence de l'homme jusqu'aux groupements entièrement artificiels où c'est tout à la fois la présence des espèces et leur réunion dans un même ensemble qui sont dues à l'activité humaine.

Ce sont les associations exclusivement cryptogamiques qui manifestent vis à vis de l'homme l'indépendance la plus marquée ; les associations planctoniques, certains groupements saxicoles sont surtout remarquables à cet égard.

Au contraire, les associations messicoles, celles des cultures sarclées, les groupements rudéraux sont dans une dépendance étroite vis à vis de l'homme et disparaissent lorsque l'activité humaine cesse de se manifester.

Dans les associations silvatiques et les associations de prairies, l'intervention directe ou indirecte de l'homme modifie l'équilibre écologique au profit de certaines espèces ; c'est dans le rapport quantitatif des constituants primitifs que s'exprime alors le degré et la nature de cette intervention.

Pour les associations silvatiques, les cas extrêmes sont réalisés ici d'une part dans les forêts exploitées en fûtaie où les strates inférieures de la végétation sont peu modifiées, et d'autre part dans les plantations de résineux où le groupement tout entier est artificiellement créé.

Il faut d'ailleurs remarquer que le caractère artificiel des groupements n'altère pas leur individualité sociologique, ainsi, par exemple, les associations messicoles sont tout aussi riches en caractéristisques que les associations saxicoles ou corticoles.

Une partie des groupements étudiés dans ce mémoire représente des formes dégradées d'associations autrefois bien développées et l'attribution de certains d'entre ces groupements aux associations primitives qu'ils représentent n'a pu être réalisée qu'en faisant intervenir, avec le critérium floristique, le critérium dynamique.

(à suivre)

CHRONIQUES ET NOUVELLES

On annonce le décès de M. Jules-Aimé Battandier, Professeur à la Faculté de Médecine et de Pharmacie d'Alger, Correspondant de l'Institut. M. Battandier résidait en Algérie depuis 1879 et ses travaux se rapportent tous à l'étude de la flore du Nord de l'Afrique, où il continua l'œuvre de Cosson. En collaboration avec M. Trabut, il a publié une *Flore d'Alger*, une *Flore d'Algérie et Catalogue des plantes du Maroc* et un *Atlas de la Flore d'Algérie*. En 1919, il publiait encore des *Contributions à la Flore atlantique* où se trouvent les descriptions de nombreuses espèces nouvelles.

M. Battandier était très connu des Botanistes descripteurs par sa remarquable compétence et sa très grande obligeance.

⁂

Un grand nombre de savants russes sont morts pendant la Révolution. Parmi les Botanistes, citons : Famintzine, Fischer de Waldheim, Palladine, Timiriazeff, Tswett.

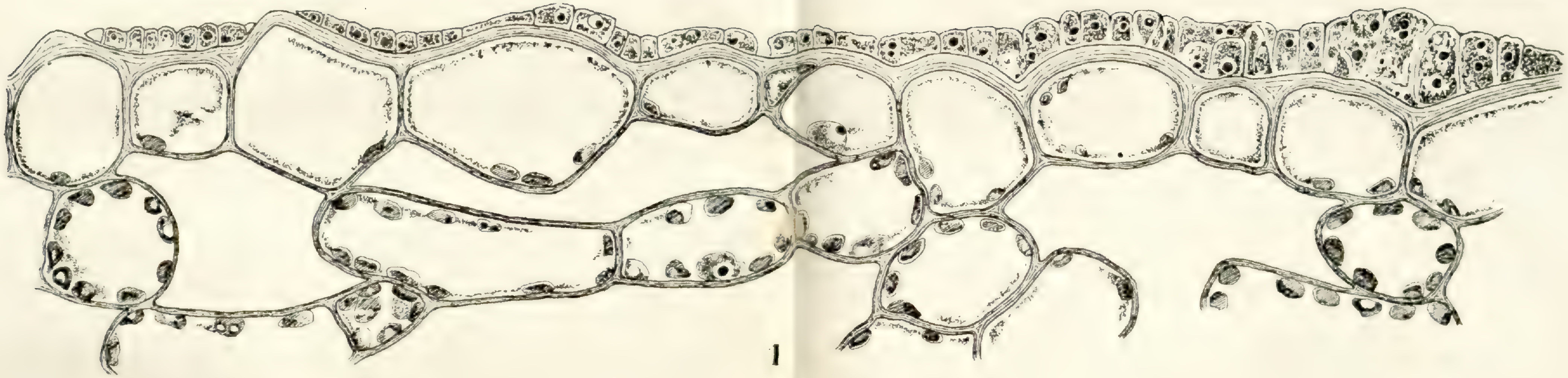
⁂

Notre collaborateur, M. Marcel Denis, vient d'être nommé Préparateur de Botanique à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand, en remplacement de M. Humbert, nommé chef de Travaux Pratiques à la Faculté des Sciences d'Alger.

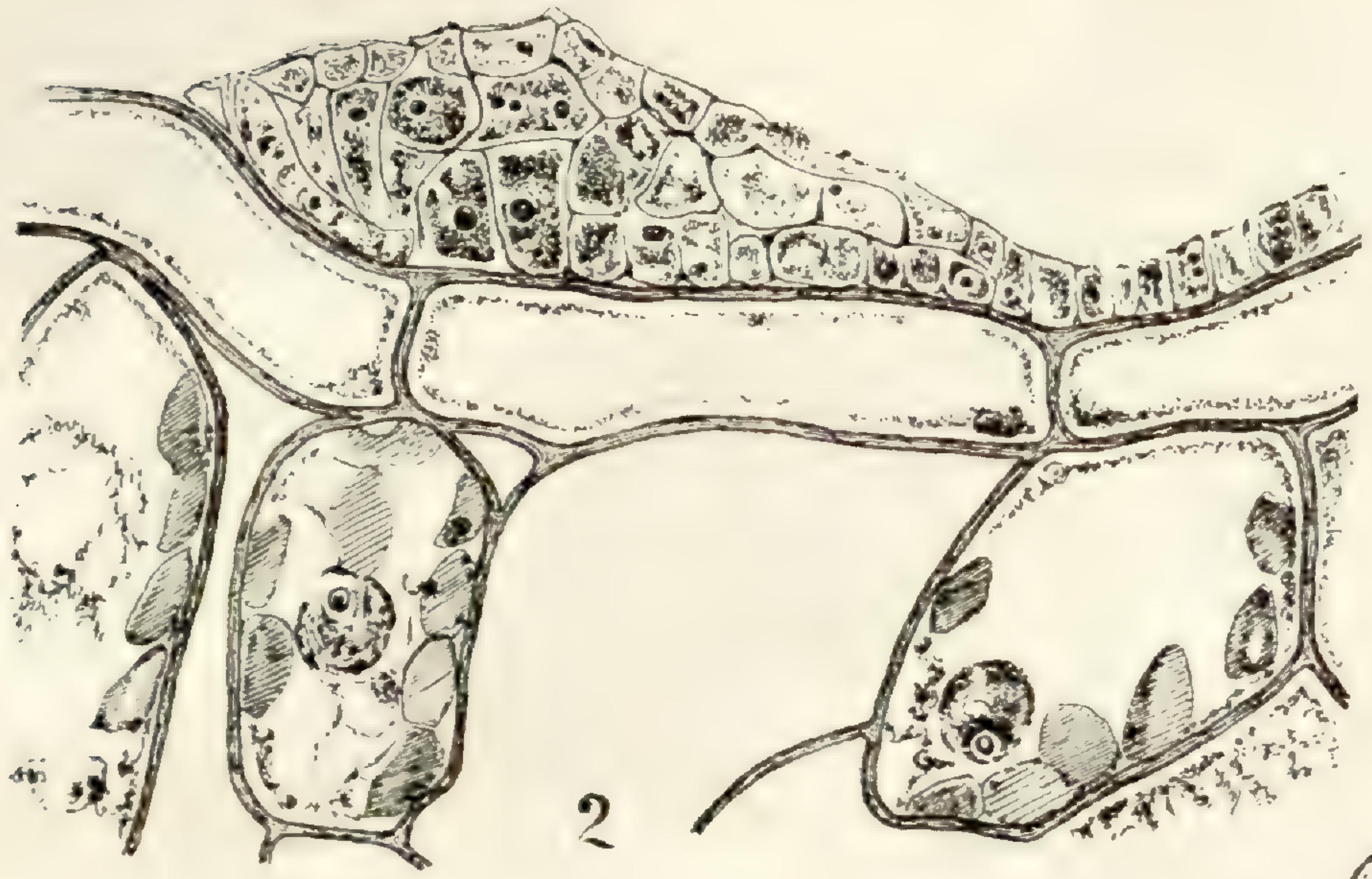
⁂

Afin de permettre la continuation du *Sylloge Fungorum* de P.-A. Saccardo, M. Montemartini prie les auteurs d'envoyer leurs travaux de mycologie, publiés après 1917, au Laboratorio Crittogamico, Pavia (Italie).

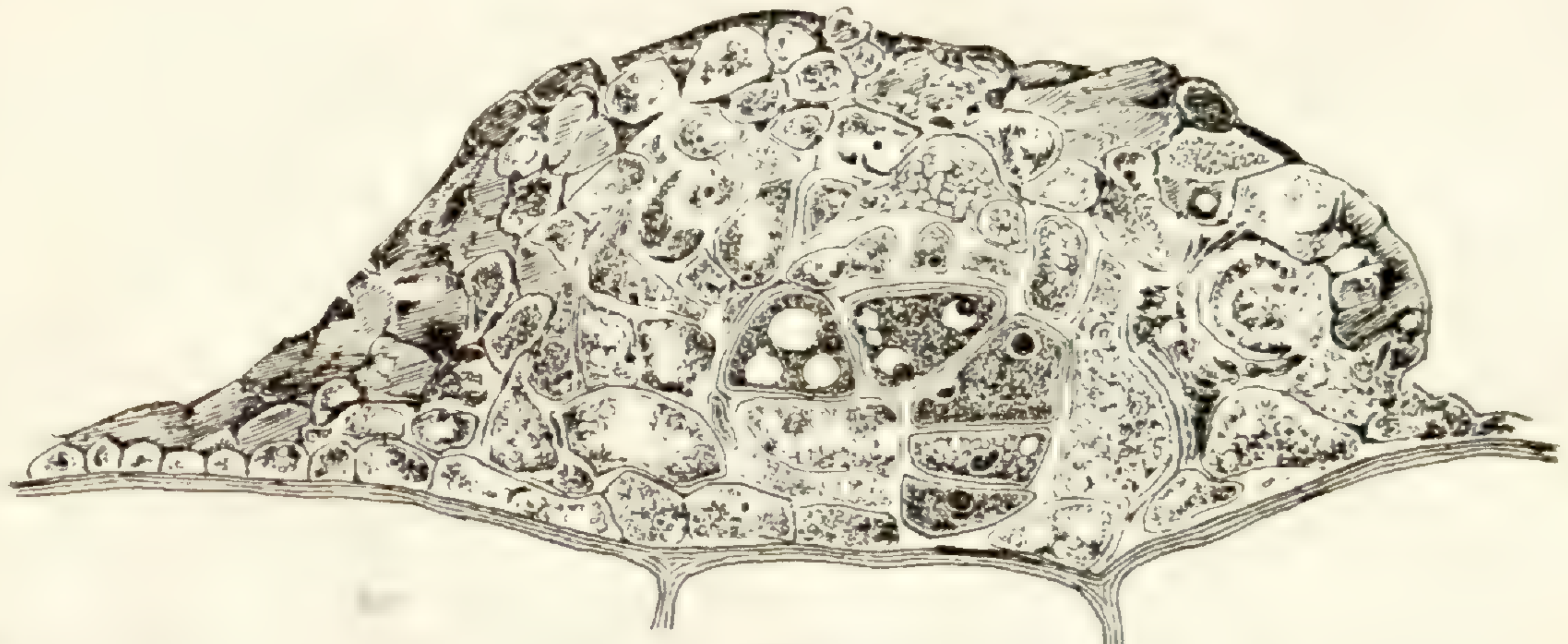
Nemours.— Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon.



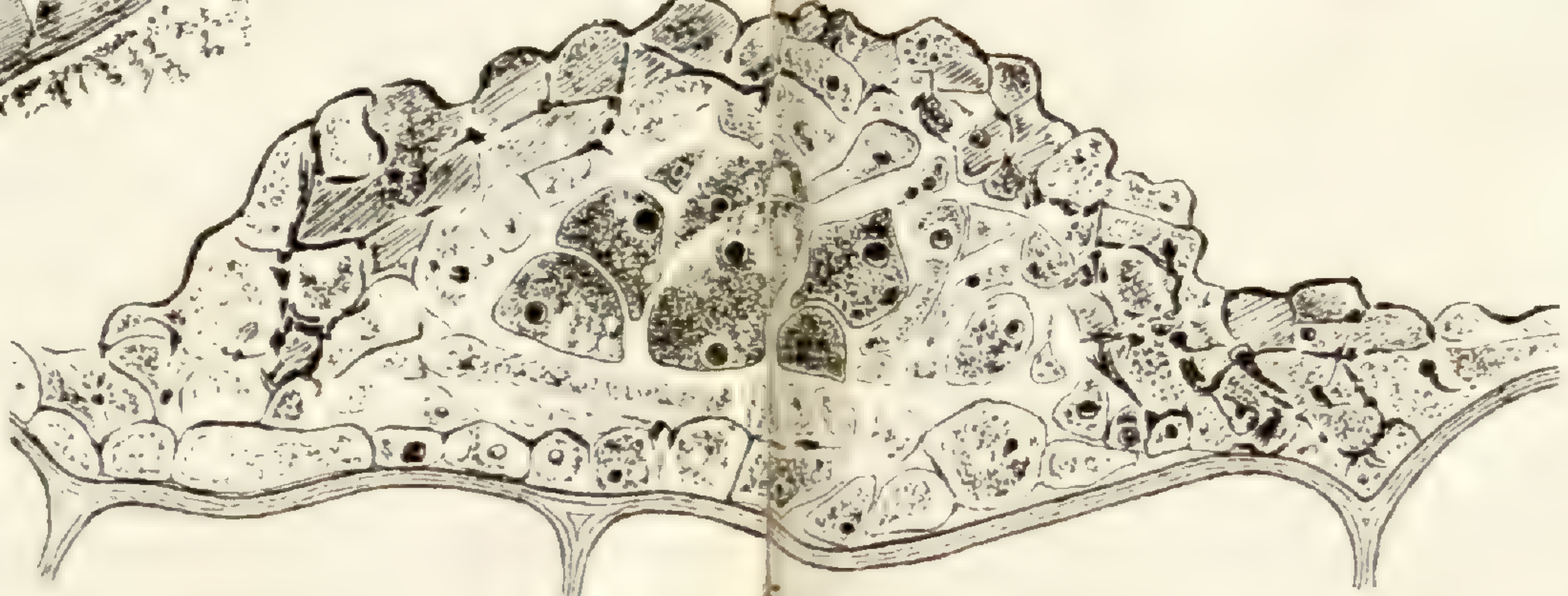
1



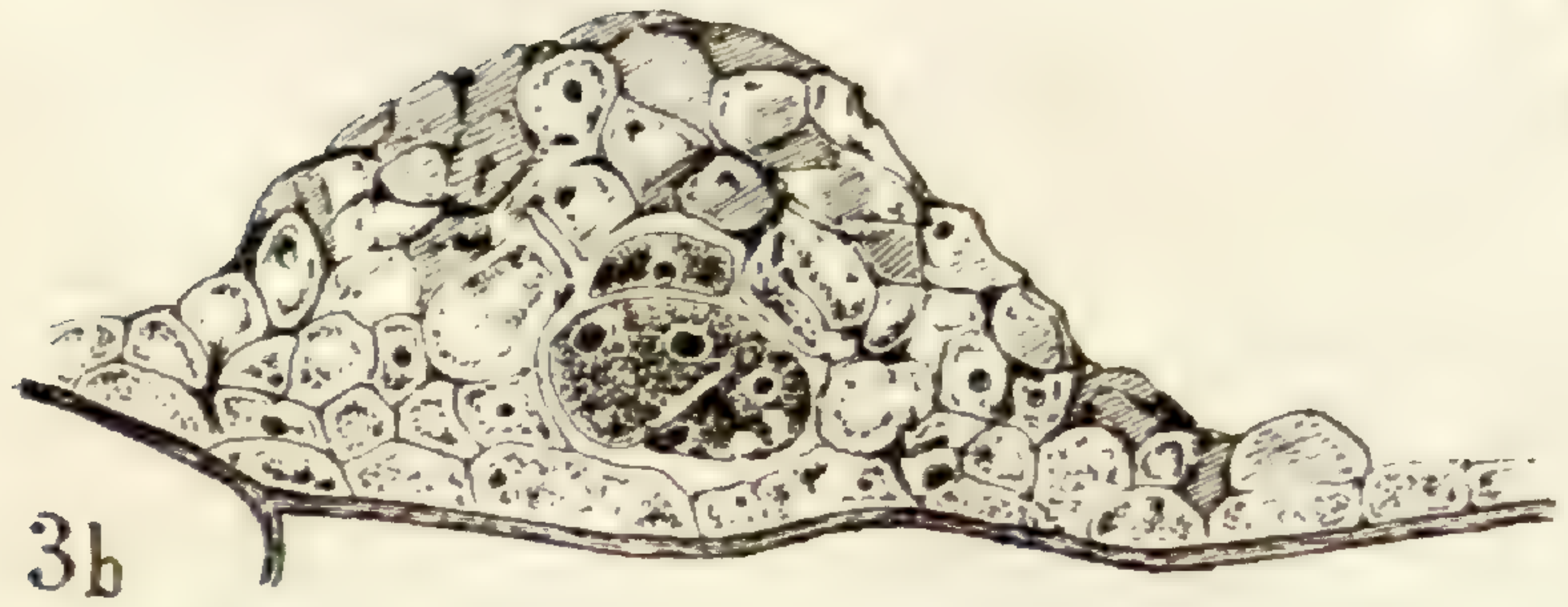
2



4

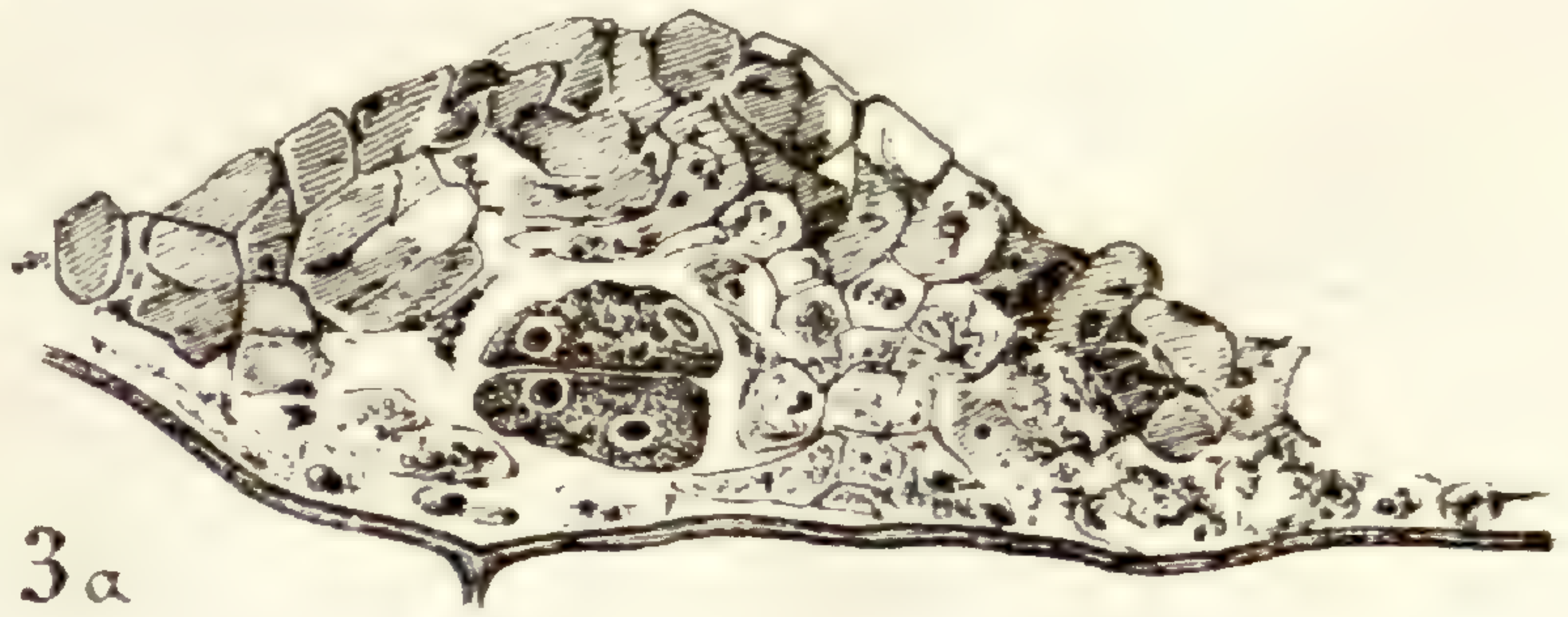


5



3b

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 µ

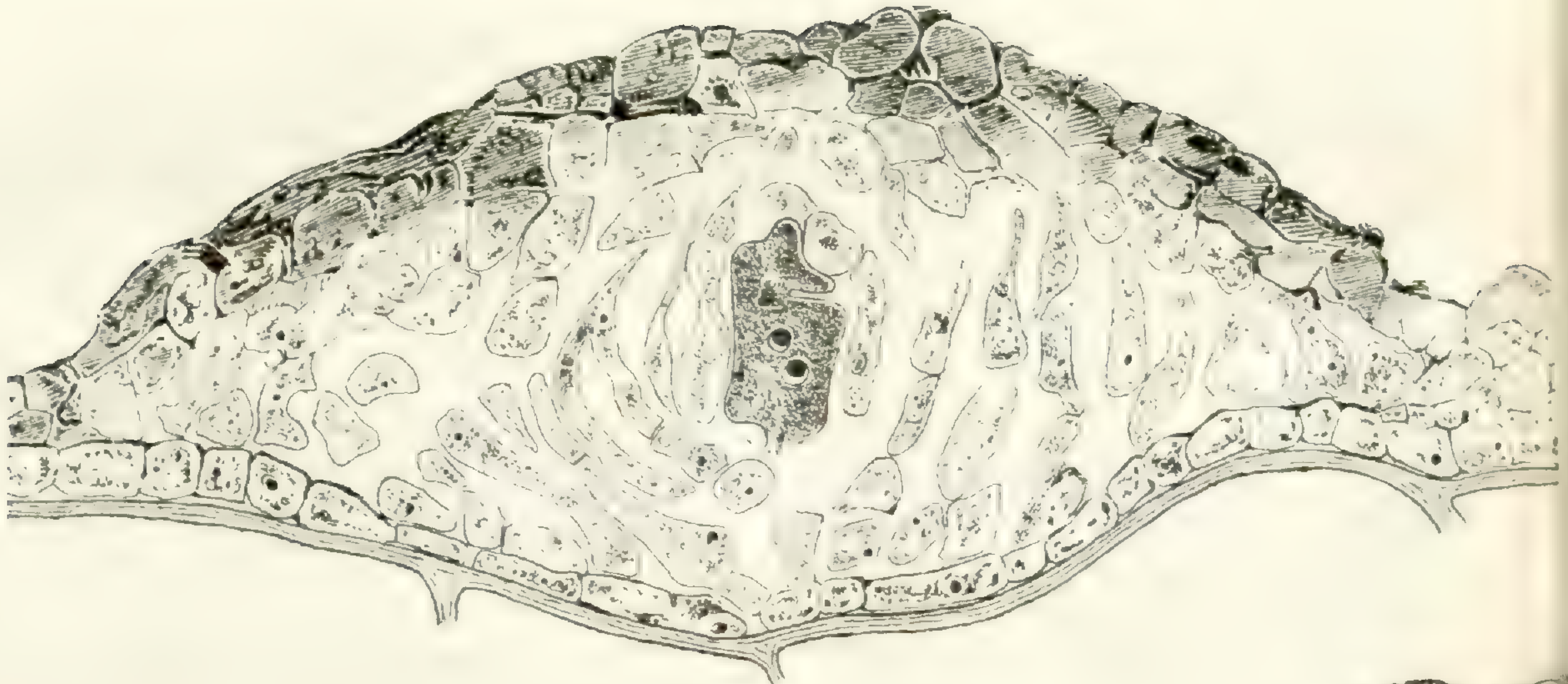


3a

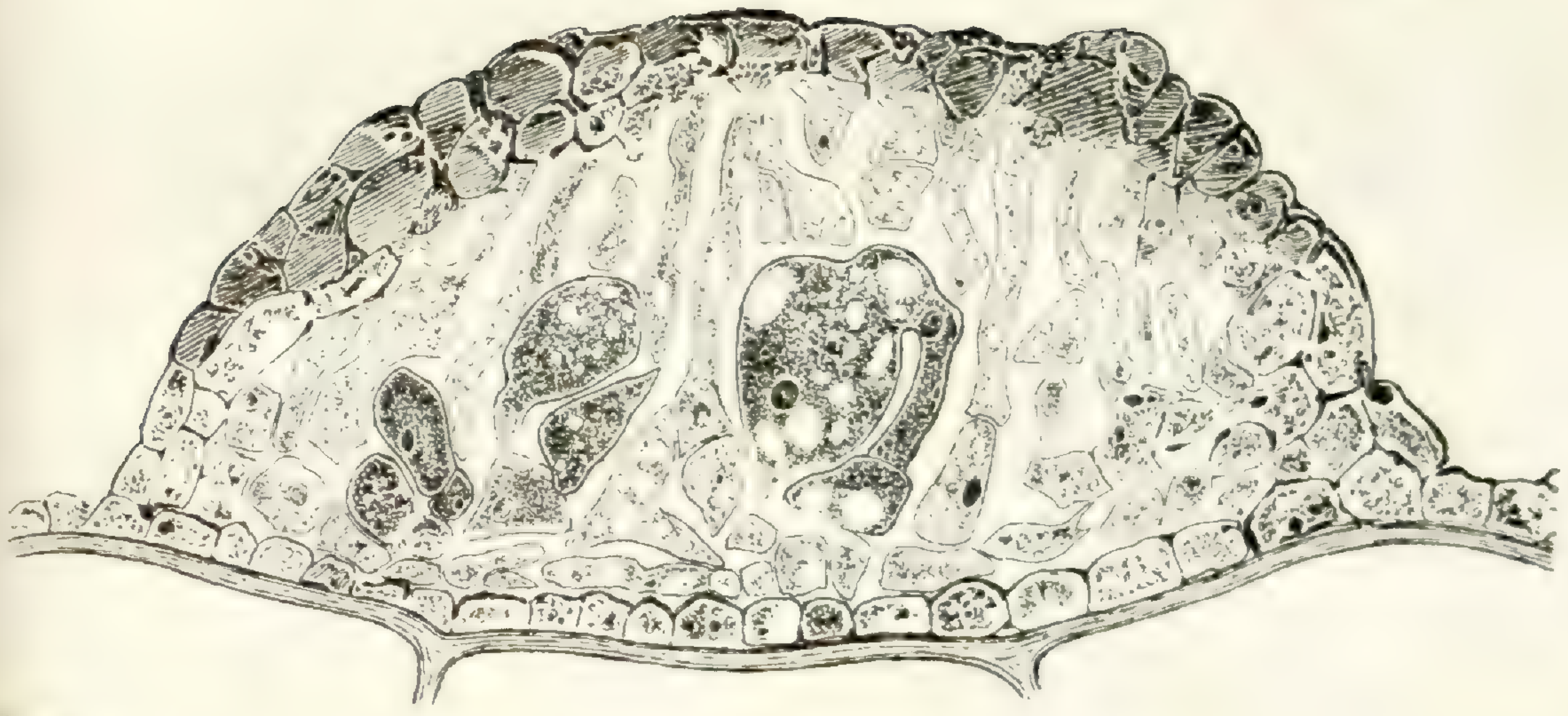
KILLIAN, del.

Stigmatea Robertiani

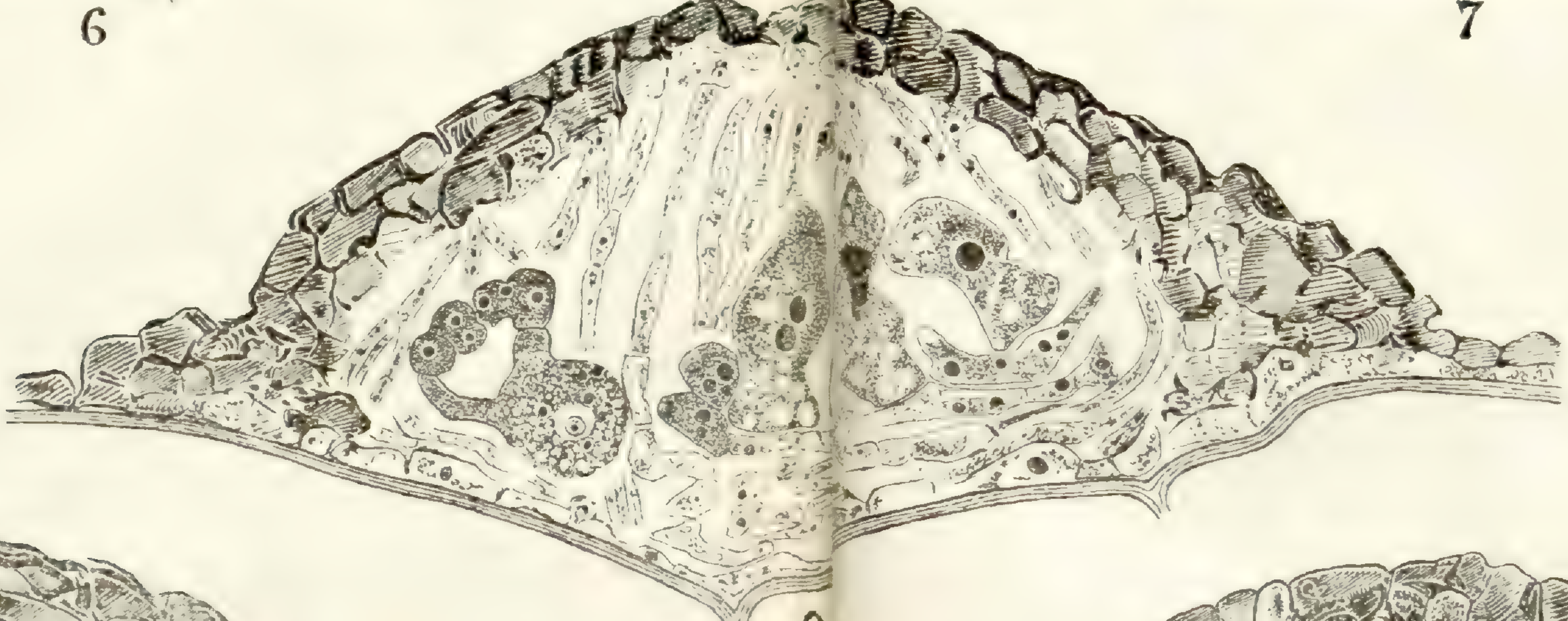
BRUN, sc.



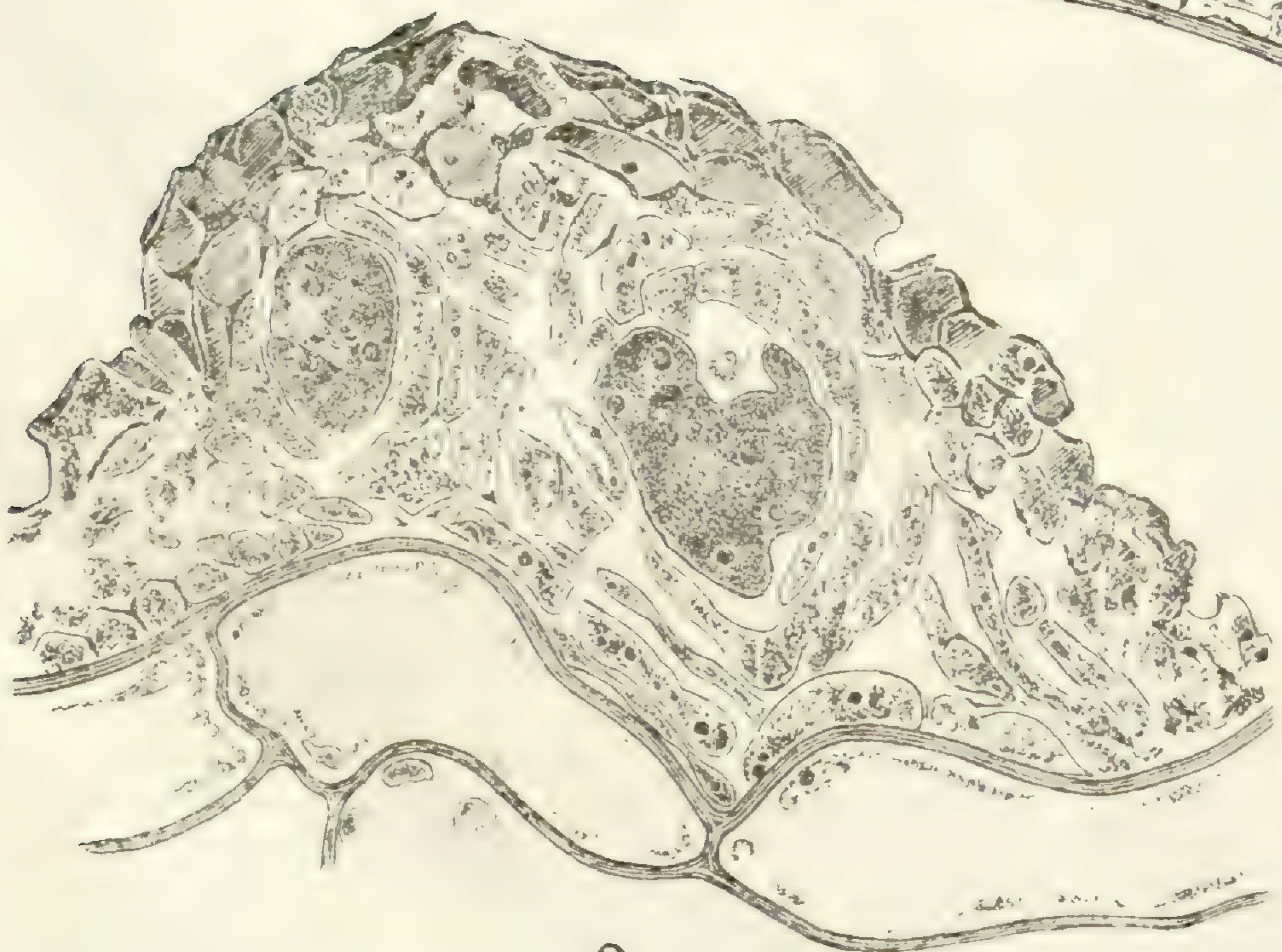
6



7

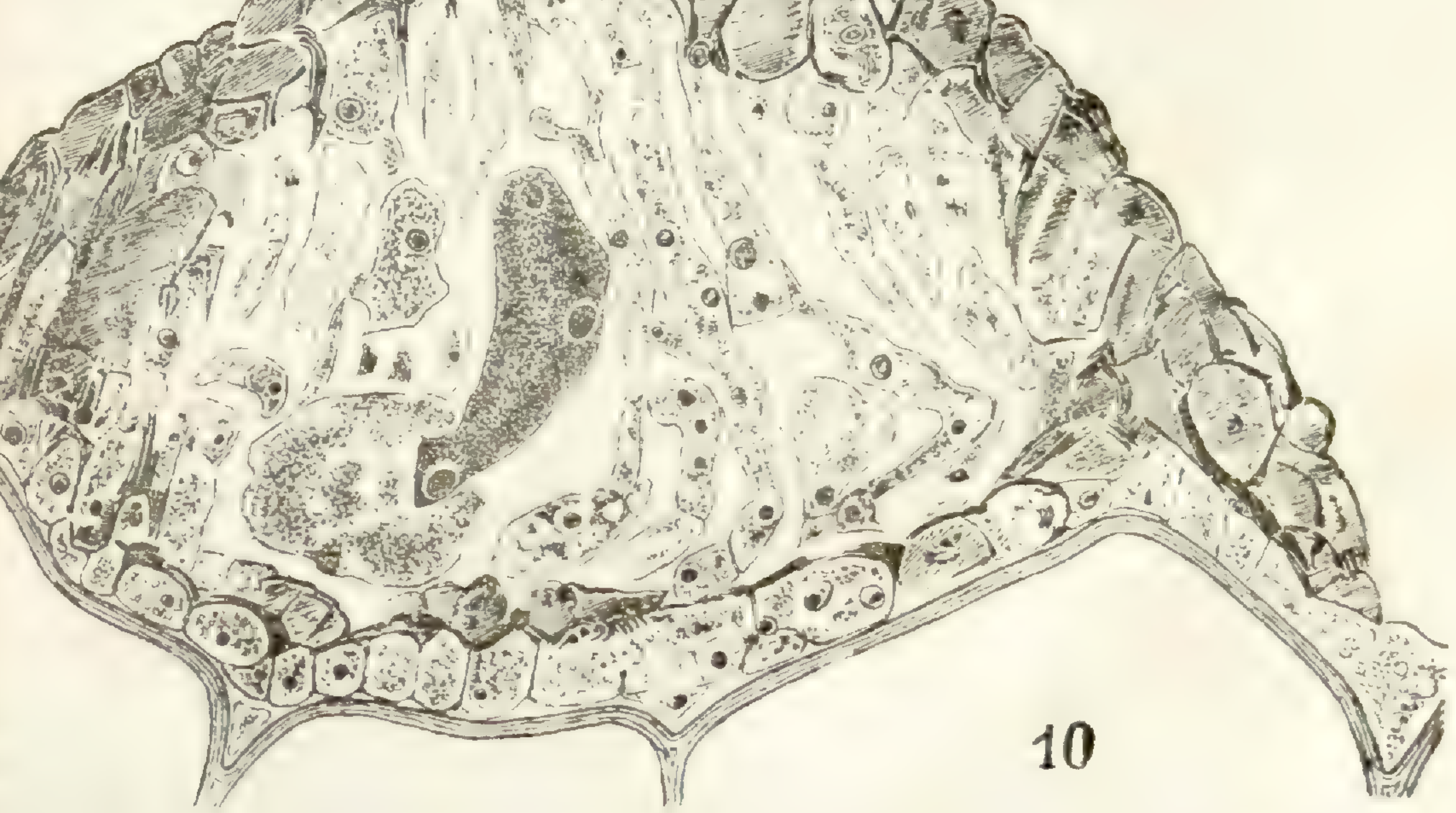


9



8

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 20 μ



10

KILLIAN, del.

Stigmate tiani

BRUN, sc.

CRITIQUE
DE L'HYPOTHÈSE DES CHONDRIOSOMES

par M. KOZLOWSKI

En examinant avec un microscope fortement grossissant une cellule végétale vivante, outre le cytoplasme, les vacuoles, le noyau, les plastides, souvent aussi des grains d'amidon, des gouttes d'huile, des cristaux, on voit encore de petites gouttelettes, suspendues dans le cytoplasme. (Pl. 11, fig. 4 et 6). Elles y sont tantôt dispersées par ci, par là d'une façon irrégulière, tantôt réunies en files de perles qui constituent parfois des filaments qui paraissent complètement homogènes. Bien que remarquées depuis longtemps (Pringsheim 1854 « Körnerplasma ») ces formations n'ont été étudiées avec une attention plus particulière que dans ces derniers temps ; on leur donnait des noms différents : *Polioplasma* (Nägeli 1879), *Plastiden* (Wigand 1887), *Microsomen* (Hanslein 1880), *Granula*, *Bioblasten* (Altmann 1890), *Physoden* (Crato 1892), *Vibrioiden* (Swingle 1898), *Mitochondrien* (Benda 1900), *Chondriosomen*, *Chondriokonten*, *Chondriomiten* [Meves (1900-1916) et Guilliermond (1912-1921)], *Chromidien* (Némec 1910), *Chondriome* (Woycicki 1917), *Plasmosomen* (Schultxe 1916), *Plastosomen* (Meves 1917). Ces deux dernières dénominations me paraissent les plus justes ; je maintiendrai cependant ci, pour éviter tout malentendu, l'appellation antérieure, donnée par Benda, Meves (1900) et par Guilliermond.

Dans les cellules vivantes, surtout dans les cellules animales, il est très difficile d'observer les chondriosomes ; on a donc été obligé de perfectionner d'abord les méthodes spéciales de fixation et de coloration qui, néanmoins, ne donnent pas encore des résulats complètement satisfaisants ; car elles ne font pas toujours voir nettement la structure granulaire des chondriosomes. Déjà *Mikosch* (1) a remarqué *que les chondriosomes en files de perles devenaient homogènes sous l'action des fixateurs.*

Dans ces dix dernières années, des recherches très précises ont fait constater la présence des chondriosomes, presque dans toutes les espèces de cellules vivantes, végétales et animales. On s'est mis alors à étudier leur rôle physiologique. Cela a été l'origine de toute une série d'hypothèses variées, malheureusement peu fondées pour la plupart. On voyait, par analogie, *dans le chondriosome le second organe important de la cellule à côté du noyau et on lui attribuait diverses fonctions physiologiques.* Ces conclusions n'étaient, le plus souvent, fondées que sur la constatation de la présence des chondriosomes dans les cellules et les tissus qui auraient des fonctions physiologiques particulières et aussi sur la communauté de forme et de coloration des chondriosomes, mais n'étaient pas justifiées d'une manière expérimentale. Des hypothèses de telle sorte sont trop souvent teintées de subjectivisme et d'idées préconçues. D'après l'opinion de Meves les chondriosomes conditionnent la différenciation chimique et morphologique de la cellule (2).

Guilliermond considère les mitochondries comme des organes essentiels de la vie cellulaire.

Portier (1917) voudrait prouver que les chondriosomes sont des bactéries qui vivent en symbiose avec le cytoplasme (3).

D'après Meves et Guilliermond, les chondriosomes ne se multiplient que par bipartition (Pl. 11, fig. 1), ne se créent jamais et ne sont nullement une substance transitoire (4).

(1) 1894, beobachtete Mikosch im Zellplasma stärker lichtbrechende Körnchen, die in der Regel zu mehreren perlschnurförmig aneinander gereiht waren ; nach der Fixierung und Hämatoxylinfärbung gaben dieselben Gebilde verschieden orientierte gerade oder geschlängelte, perlschnurartige oder homogene Fäden. (v. Meves 1917, Historisch-Kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzelle. [*Archiv. f. mikrosk. Anat. Bd. 89.*] .

(2) Die Plastosomen liegen den verschiedensten Differenzierungen, welche im Lauf der Entwicklung auftrelen, fibrillären sowohl wie chemischen als materielles Substrat zugrunde. (Meves, 1917, l. c., p. 298).

(3) Acad. des Sc., Paris, 1917, cf. la critique de cette hypothèse par Guilliermond (C. R. Soc. de Biologie, 1919, J. LXXVII, V. 9).

(4) Dass es sich um Körner oder Fäden handelt, welche nach meiner Auffassung, wie nach derjenigen von Altmann (1899), nicht spontan in der Zelle entstehen, sondern nur wachsen und sich teilen können, also genuine Bestandteile des Cytoplasmas sind und die Grundelemente desselben darstellen. (Meves, 1917, l. c. p. 250).

« Ces éléments se transmettent de la plante mère à l'œuf, puis de l'œuf à l'embryon et à la plantule ». Les mitochondries de la plantule résultent de la division de mitochondries préexistantes de l'œuf (1913) ; on sait, en effet, que le chondriome n'est pas une formation transitoire (1). Cette dernière hypothèse admet sans aucune critique *les anciennes opinions d'Altmann*, purement spéculatives (2), et attribue aux granules une importance essentielle dans la vie de la cellule, de sorte que le cytoplasme qui les entoure est une substance à rôle secondaire telle que par exemple l'enveloppe mucilagineuse des zooglées. On pourrait aussi retrouver dans cette hypothèse des traces de l'*idée de Vigand* (1887), qui prétendait voir dans les chondriosomes une *ressemblance avec les bactéries* (3) ; il y a là aussi beaucoup de théories des *philosophes de la nature* (4) qui cherchaient à expliquer les différentes fonctions physiologiques des cellules en supposant des *monades inférieures*, contenues dans le cytoplasme. En suivant ces idées on ne cherchait pas à résoudre les plus importants d'entre les problèmes biologiques au moyen d'expériences physiques et chimiques faites méthodiquement, mais à trouver une microorganisation morphologique de plus en plus subtile (5).

L'influence de la philosophie spéculative de la nature sur la cytologie moderne n'est que trop évidente, mais les cytologistes ne se rendent pas toujours compte qu'ils entreprennent leurs recherches avec une idée préconçue pour laquelle ils ne veulent que trouver des arguments (1). Ils ne s'aperçoivent pas non plus qu'en n'opérant qu'avec des théories, ils commettent une forte inconséquence au point de vue mathématique et logique, car ils s'illusionnent, croyant pouvoir résoudre une équation toujours plus compliquée, avec une série infinie d'inconnues (appelées bioblastes, pangènes, ides, idantes, allinantes, stoffantes etc.), mais où des données connues font défaut.

---

(1) GUILLIERMOND : C. R. T., 166., N°. 21, 1918.

(2) *Omne granulum e granulo.* Altmann meint sogar, dass abgesehen von der äusseren Ahnlichkeit noch sonst mancherlei Umstände dafür sprechen, dass Mikroorganismen und Granula einander gleichwertig seien und fasst sie daher unter dem gemeinsamen Namen *Bioblasten* zusammen. (Meves, 1917, l. c.).

(3) Mit Bakterien haben die in Rede stehenden « Plastiden » Gestalt, Entwicklung, Bewegung, Chemismus und Vermehrung gemeinsam, weichen aber von diesen dadurch ab, dass sie durch Mineralsäuren (Salsäure) aufgelöst werden, vorallem aber dadurch, dass sie in einer gewissen Generation zu längeren Stäbchen, aufwachsen und hiermit ihre Teillungsfähigheit verlieren (cf, Meves, 1917, l. c. p. 260)

(4) DELAGE (1895) sagt von Altmann, dass er nü seinen Bioblasten in konkreter Form die bisher für unsichtbar gehattenen Linheiten von H. Spencer, die Keinscher von Darvin, die Idioplasmakörper Nägelis, die Pangene de Vries, die Plasomen von Wiesner und anderen (Meves, 1917, l. c).

(5) Auf Grund des gesagten erscheint es mir statthaft, in den Plastosomen und ihren lebendigen Derivaten die Träger der lebendigen Organisation zu erblicken, Meves, 1917, l. c.).

L'hypothèse actuelle des chondriosomes construite dans cet esprit spéculatif a été transportée par les zoologistes (Meves, 1904) (2), avec les méthodes qui leur sont propres, sur le terrain de la cytologie botanique. Meves (1904, 1917), Pensa (1910), Lewitsky (1911), Guilliermond (1912 et suiv.) ont fait leurs premières recherches relatives aux chondriosomes végétaux sur des *tissus fixés* d'après la méthode de Golgi (Pensa), de Meves (Lewitsky) et de Regaud (Guilliermond), et colorés au moyen d'hématoxyline. Comme les mitochondries et les chondriocontes, d'une part, les plastides, d'autre part, s'étaient colorés de la même façon, ces savants étaient arrivés à la conclusion *que les plastides provenaient des chondriosomes* (3). Cette conclusion est juste comme j'ai eu l'occasion de m'en convaincre dans mes recherches, faites en 1914, *mais la manière dont ces savants interprètent la formation des plastides en les faisant provenir des chondriosomes, ne correspond pas à la réalité* (4).

Parmi les botanistes, c'est Guilliermond, qui, pendant les dix dernières années, s'est surtout occupé du problème des chondriosomes ; il cherche non seulement à prouver l'origine chondriosomique des plastides, d'accord avec l'hypothèse formulée par Pensa et Lewitsky, mais il cherche aussi à prouver la justesse de l'hypothèse relative à la croissance, à la bipartition et à la fonction des chondriosomes comme organites particuliers de la cellule végétale. D'après Guilliermond, les mitochondries granuleuses représentent dans la cellule la forme primitive du chondriome. C'est sous cette forme que le chondriome paraît se multiplier (fig. 1 a) dans ces cellules, qui sont destinées à s'accroître. Les mitochondries se transforment ensuite en bâtonnets très courts (Pl. 11, fig. 1 b), puis en filaments (Pl. 11, fig. 1 c), allongés par suite de leur croissance dans une seule direction (1). Après la résorption des grains d'amidon, les chondriomites continuent à s'allonger. On voit donc qu'au début du développement, le chondriome paraît être exclusivement constitué de mitochondries granuleuses. Celles-ci se multiplient activement, puis tandis qu'une partie reste à l'état de grains ou de bâtonnets très courts, les autres s'allongent, et se transforment en chondriocontes allongés. Ce sont ces derniers éléments du chondriome seulement qui paraissent avoir le rôle élaborateur, car ce sont eux seuls, qui forment des grains d'amidon, et qui, dans les variétés jaunes, élaborent le pigment (2).

---

(1) Dass ich eine Betätigung der Plastosomen bei der Befruchtung zunächst (1908) nur theoretisch postuliert aber schon (1910-1911) bei Ascaris und Phallusia (1913) bewiesen... hatte.... in den Mitochondrien Cytoplasmateilchen als Trägerinnen der Erblichkeit auftreten. (Meves 1917, l. c. p. 306.).

(2) Mann wird mir glauben, dass es nicht in meiner Absicht gelegen hat die Gultigkeit dieses Satzes auf tierische Zellen beschränken zu wollen (Meves, 1917, l. c. p. 298), (Pensa 1911).

(3) Ich bemerke demgegenüber dass die Entstehung der Chloroplasten aus den Plastosomen keine « Annahme » sondern eine feststehende Tatsache ist, (Meves 1917, l. c. p. 291).

(4) A. Kozlowski « O powstawaniu plastydów z chondryosomów ». *Rozpr. Akad. Um. Krakóu*, Ser. B. I. LIX, 1919, et *Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie*, 1919, « Ueber die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen ».

La transformation successive des chondriosomes en plastides s'opère de la même façon dans les différents tissus ; dans la coupe longitudinale d'une jeune feuille il est facile d'observer toutes les formes de transition entre les mitochondries et les chloroplastes. A la base, les cellules du méristème renferment un chondriome constitué par de nombreux chondriocontes. Dans les régions moyennes où les tissus commencent à se différencier, on voit, dans les cellules parenchymateuses, ces chondriocontes se grouper autour du noyau, puis former des petits renflements. Tantôt les chondriocontes forment deux renflements, un à chacune de leurs extrémités et se transforment en haltères (Pl. 11, fig. 1 f) ; tantôt il s'en produit un seul en leur milieu (Pl. 11, fig. 1 d). Bientôt la partie citée du chondrioconte disparait, et les chondriocontes sont alors transformés en petits granules ronds ou ovoïdes, qui sont de jeunes chloroplastes (Pl. 11, fig. 1 h). Dans les régions supérieures de la feuille où les tissus sont presque complètement différenciés, les chloroplastes grossissent, puis élaborent un petit grain d'amidon (Pl. 11, fig. 1 g).

---

(1) cf. Wigand, 1887.

(2) Guilliermond *Rev. gén. Bot.* 1919, T. 31, pp. 28, 29.

Cet amidon ne tarde pas à se résorber, et les chloroplastes achèvent leur croissance (1).

Guilliermond a fait ensuite d'autres recherches semblables sur des organes frais et a trouvé la confirmation des observations précédentes. Il est tout à fait naturel qu'il obtienne des formations uniformes, en filaments ou en globules dans les préparations fixées et colorées au moyen de l'hématoxyline, car sous l'action du fixateur ces formations sont altérées et par suite de la coloration, la structure granulaire des formations étudiées est devenue invisible (Pl. 11, fig. 10). Mais Guilliermond voit la même structure homogène des chondriosomes et des plastides et la même transformation des uns dans les autres également dans les cellules vivantes (Pl. 11, fig. 5, comp. fig. 6). Ce fait ne peut être expliqué que parce que ce savant, subissant l'influence de l'opinion antérieurement formée, n'a pas vu d'abord dans ces formations leur structure granulaire, et lorsqu'enfin il l'a aperçue, il la considère non pas comme une forme primordiale, mais comme une forme secondaire, provoquée par l'action des liquides hypotoniques ou bien due à la formation des gouttelettes de pigment et de graisse à l'intérieur de ces formations.

D'après mes recherches, ce phénomène de la formation des plastides aux dépens des chondriosomes se présente un peu autrement que pour Guilliermond et pour divers autres auteurs. *Les chondriosomes en forme* de fil (chondriomites) *et les plastides ont, dans les cellules normales vivantes, la structure granulaire* (Pl. 11, fig. 2, A. H.). *Ces formations naissent non pas par l'allongement et par l'accroissement en volume des gouttelettes irrégulières* (*mitochondries*), *mais par l'agglomération de ces petites gouttelettes dispersées dans le cytoplasme qui s'assemblent en séries de perles plus ou moins longues* (Fig. 2, B. C.) *et en agglomérats arrondis* (Fig. 2, D. I. G. H.), *plus ou moins gros, nommés plastides* (Fig. 2, G. H.). L'opinion de Guilliermond, quant à l'accroissement du volume, la bipartition, l'allongement et la transformation des chondriosomes, opinion fondée sur la comparaison de ces formations au point de vue de leur dimension ne me semble pas correspondre à la réalité.

L'hypothèse des chondriosomes se présente dans ses traits généraux, comme il suit : dans les cellules animales et végétales se trouvent *des organites nommés chondriosomes, philogénétiquement homologues* et doués de vie propre ; ils ont la forme de petites gouttelettes (mitochondries) et de fils uniformes situés dans le cytoplasme ; les organites en forme de gouttelettes (mitochondries) *s'accroissent* jusqu'à une dimension définie et se multiplient *ensuite par bipartition ;* en outre, une partie d'entre eux s'étirent *en longs fils* (chondriomites) ; ces formations sont les organites permanents de la cellule et *ne se créent jamais*. Les chondriosomes se trouvent dans toutes les espèces de cellules : aussi bien dans les cellules somatiques (végétatives) que dans les cellules germinatives. Ils se transmettent aux cellules et aux organismes dérivés au moyen de cellules génératrices et par la voie de la bipartition de la cellule. Les *chondriosomes remplissent des fonctions physiologiques très importantes ;* ils produisent les différents éléments de la substance cellulaire en conditionnant ainsi la différenciation physiologique des cellules et des tissus. Quant à eux-mêmes, ils *conservent leur individualité* ou bien ne la perdent qu'en partie. Ces formations ont été définies comme organites cellulaires, parce que différents savants ont cru pouvoir y constater les phénomènes qui caractérisent un organe, ainsi par exemple : *la forme qui leur est propre*, *l'indépendance des mouvements, la faculté d'accroissement, la faculté de multiplication, la fonction physiologique spécifique dans la cellule, leur présence dans chaque cellule vivante et leur faculté de se transmettre aux organismes descendant des organismes où ils existent*. Ainsi on a émis une hypothèse extrêmement intéressante, sensationnelle par sa nouveauté, et ayant toutes les apparences de la vraisemblance. Cependant, après une étude plus minutieuse, on arrive à conclure que les prétendues preuves de cette hypothèse ne sont, pour la plupart, que des *postulats théoriques*, dépourvus de réalité. — Examinons chacun de ces postulats à part pour nous en rendre compte (1).

---

(1) Guilliermond, l. c.

1. Forme des chondriosomes

Les chondriosomes se présentent comme de petites gouttelettes, des fils, des anneaux, des plaques rondes ou en forme d'amibes à structure homogène, souvent granulaire (1). *Mais en réalité c'est la structure granulaire qui y est normale* (Pl. 11, fig. 2, 4, 6).

---

(1) Je n'ai pas contrôlé cette hypothèse quant aux cellules animales, mais prenant en considération les travaux zoologiques et l'identité des méthodes et de l'interprétation dans les domaines des deux sciences biologiques, je me permets de supposer que la même critique qui résulte de la vérification de cette hypothèse sur les cellules végétales vivantes se rapporte aussi aux recherches zoologiques.

Les gouttelettes libres (mitochondries) dans la même cellule accusent la même dimension moyenne ; le diamètre des gouttelettes et de la coupe transversale des formations en files de perles (chondriocontes) *est le même.* La dimension des autres formes amébiennes et arrondies est variable sans dépasser une certaine limite (Pl. 11, fig. 6). Les formations arrondies, les mieux développées, possèdent, dans une cellule donnée, la même *dimension moyenne* (chloro et leucoplastes).

On rencontre souvent des gouttelettes libres et des plastides par paires, comme si c'étaient des figures de bipartition. Selon les méthodes de fixation et de coloration, ces formations peuvent avoir la structure granulaire ou bien presque homogène. Les chondriosomes *apparaissent toujours dans le cytoplasme* et peuvent être distingués, par conséquent, des granules d'une autre substance suspendues dans le suc cellulaire. Quand on observe les chondriosomes indépendamment de leur milieu, ils se présentent (surtout dans les préparations fixées et colorées) comme s'ils étaient quelque chose de morphologiquement spécifique, quelque chose d'introduit dans le contenu de la cellule (Pl. 11, fig. 1, 5, 9, 10) ; ils rappellent par leur extérieur, les bactéries, les bacilles, les bactéroïdes, les amibes, etc. Il n'est donc pas étonnant que beaucoup de savants, même très prudents dans d'autres cas, aient subi l'illusion et se soient laissé entraîner, en interprétant ces formations, à des théories plutôt hasardées. L'origine de la morphologie de ces formations ne sera claire qu'après qu'on aura parfaitement étudié le contenu de la cellule vivante, et qu'on aura comparé le plus grand nombre possible de préparations fraîches, en les examinant dans les conditions les plus différentes, à un grossissement très fort (immersion d'huile 1/12 et 1/16) et à un éclairage suffisant (à la lumière électrique filtrée par un verre bleu). *On peut alors se persuader que la forme des agglomérats (chondriomites et plastides) dépend de la structure du réseau* (Pl. 11, fig. 2 B — F) *et du mouvement du cytoplasme. Dans un cytoplasme pauvre en vacuoles* les gouttelettes (mitochondries) sont ordinairement *dispersées librement* (chacune à part) ou seulement partiellement groupées *en courtes séries* (Pl. 11, fig. 2 et 4) de petites perles. Dans un *cytoplasme riche en vacuoles*, au contraire, les gouttelettes libres se réunissent tantôt en *agglomérats en formes d'amibes (situés dans les nœuds pareillement découpés du réseau cytoplasmique), en forme de demi-lunes, d'anneaux, d'hémisphères et de sphères autour des vacuoles* (Pl. 11, fig. 2 D — G). *Le dessin du réseau plasmique* (1) *varie dans les différentes cellules et est caractéristique pour les cellules de certains tissus, en raison de quoi la forme des agglomérations de mitochondries (leuco, chloro et chromoplastes) peut être aussi caractéristique pour certaines cellules.* Si, sur la coupe optique, les vacuoles (mailles du réseau plasmique) sont petites et rondes, les gouttelettes libres s'agglomèrent autour d'elles en demi-lunes, en anneaux et en petites sphères (leuco et chromoplastes, et souvent chromoplastes) (Fig. 2 D — G). Si, au contraire, le plasme est plus riche en vacuoles et si ces dernières (mailles du réseau plasmique en coupe optique) sont grandes et allongées, les gouttelettes libres ne s'assemblent en agglomérats qu'autour des vacuoles plus petites, dans les nœuds du réseau plasmique. Selon le dessin de ces nœuds, elles produisent des formations développées en forme d'amibes (chromoplastes).

---

(1) cf. Prenant, *Anat. et Physiologie*, 1910, T. 46 ; Fauret-Fremiet : *Archives d'anat. microscop.* 1909, T. XI, et 1910, T. XI.

Le mouvement circulaire du cytoplasme, qui transporte partout les gouttelettes nouvellement développées, joue un grand rôle dans la formation des agglomérats de mitochondries. Cependant si ce mouvement est trop intense, les gouttelettes entraînées par un fort courant plasmique errent séparément et bien que se rencontrant, elles ne peuvent pas donner d'*agglomérats plus stables qui demandent comme condition d'origine, une zône plus calme de cytoplasme.* On peut s'en convaincre en observant les *assemblages de plastides dans le réseau plasmique qui entoure le noyau* (dans les cellules plus riches en vacuoles) ou bien *près des parois cellulaires* comme on peut le constater dans les cellules des *Vallisneria*, *Chara*, *Nitella*, *Spirogyra* où les chloroplastes et les gouttelettes libres qui y arrivent sont disposées *juste au-dessous de la couche plasmique primordiale* (2). Vers le milieu, autour de la grande vacuole centrale, il y a une *couche de cytoplasme plus mobile qui ne contient que des gouttelettes*

---

(1) J'entends sous ce mot la coupe optique du plasme spongieux (fig. 2 et 4).

(2) Composition des planches dans : *Rozp. Akad. Um. Kraków*, l. c.

libres et de rares petites agglomérations (chondriocontes). *Les processus de migration et d'agglomération des gouttelettes chlorophylliennes libres (mitochondries) en séries de perles et en plastides se laissent très nettement observer dans les cellules de Spirogyra.* Cette relation entre la forme des chondriosomes et des plastides d'une part et la structure du cytoplasme de l'autre (Pl. 11, fig. 2), non seulement n'a pas été prise jusqu'ici en considération, mais elle était niée tout simplement (1). Même relativement à la structure spongieuse du cytoplasme, on rencontre encore des opinions assez erronées. Guilliermond, par exemple, est partisan de la théorie du zoologiste français Künstler (1882) *qui admet que le cytoplasme est constitué par une substance homogène renfermant un grand nombre de sphérules. Celles-ci peuvent se gonfler, devenir vacuolaires et donner l'illusion d'une structure alvéolaire.* Lorsqu'enfin, dans les dernières années, Guilliermond a aperçu les gouttelettes libres (mitochondries) adhérant aux parois des vacuoles, il les a définies, d'accord avec l'hypothèse de Künstler, comme une formation artificielle. « Les chondriosomes, dit-il, sous l'action de l'eau, se gonflent démesurément en produisant ainsi une vacuole dont l'enveloppe s'est constituée aux dépens de la substance du chondriosome lui-même. A mesure que la vacuole grandit, cette substance du chondriosome se brise en un grand nombre de gouttelettes libres qui continuent à entourer la vacuole (2) ». Cependant l'examen critique de la substance des cellules vivantes semble prouver que l'interprétation de Guilliermond ne correspond pas à la réalité. Quant à la structure spongieuse du cytoplasme, il n'est plus douteux aujourd'hui qu'elle existe dans les cellules végétales vivantes et même qu'elle se conserve bien après avoir été fixée ; il est certain aussi qu'elle se produit non pas par suite d'un gonflement des sphérules, mais par une production plus abondante du suc cellulaire qui pénètre dans le cytoplasme, sans se mélanger avec lui. Les chondriosomes, *sous l'action de l'eau, ne changent point leurs dimensions de façon perceptible et ne se gonflent point* ; ils ne sont jamais l'origine de vacuoles.

---

(1) Die Fibrillen (Plastokonten) sind in Bezug, auf ihre Existenz von der Protoplasmaströmung und einem Wabenbau der Grundsubstanz völlig unabbäugig. (Meves 1917, l. c. p. 276).

(2) Je me permets de faire remarquer ici que ces gouttelettes sont de même dimension que les autres mitochondries, dispersées dans le cytoplasme.

La structure granulaire est primaire et absolument normale ; quant à la structure homogène observée avant tout dans les préparations fixées, elle est la conséquence de la fusion des gouttelettes qui composent ces agglomérations. Ce processus peut être provoqué ou bien par l'action des solutions d'acides, comme Wigand et Guilliermond l'ont déjà remarqué. Ce phénomène doit absolument être pris en considération dans l'application des *liquides fixateurs* qui contiennent plus ou moins d'acides. Dans les cellules vivantes, la structure granulaire des chondriosomes ne sera pas facilement visible si, au cours de la manipulation, on altère la cellule, soit mécaniquement, soit par des liquides hypertoniques. La contraction du cytoplasme, même extrêmement faible et presque imperceptible, provoquée dans ces deux cas, est cause que les gouttelettes d'un agglomérat se rapprochent tellement les unes des autres que les limites entre elles ne sont plus perceptibles ou qu'elles se fondent partiellement ensemble ce qui fait que les séries de perles deviennent des files presque homogènes. En examinant les cellules vivantes, Guilliermond mettait les préparations dans des solutions de chlorure de sodium à 1 °/₀, 1,5 °/₀, ou bien de sucre de canne à 7,5 °/₀, 10,5 °/₀. Cependant, la concentration de ces solutions pouvait être trop forte pour certaines cellules, donc hypertonique, et les lésions mécaniques de la cellule, produites en coupant les organes avec le rasoir ou bien en retirant l'épiderme des pétales, comme le faisait Guilliermond, provoquait des changements très profonds dans la structure du contenu cellulaire. On peut surtout le constater sur les cellules colorées par l'anthocyane dissous dans le suc cellulaire et contenant des chromoplastes logés dans le cytoplasme (par exemple dans l'épiderme du pétale de la tulipe). Par suite de l'arrachement de l'épiderme du reste du tissu, l'anthocyane s'écoule complètement tandis que le reste du contenu de la cellule reste apparemment le même, comme on pourrait le croire d'après l'absence de la plasmolyse et d'après la disposition normale des chromoplastes jaunes déjà plus facilement visibles. Dans d'autres cellules, moins lésées, l'anthocyane se précipite sous la forme d'une émulsion en petites gouttelettes ; dans les cellules très peu lésées, l'anthocyane reste à l'état liquide. Mais on peut toujours reconnaître que ces cellules avaient été lésées parce que les solutions chimiques y pénètrent beaucoup plus rapidement que dans les cellules voisines complètement intactes. Guilliermond et Politis avaient pris ces gouttelettes précipitées d'anthocyane pour des chondriosomes et des cyanoplastes (Pl. 11, fig. 7 et 8) qui produisaient soi-disant l'anthocyane ; Guilliermond a dernièrement abandonné son hypothèse, mais il a cru reconnaître en ces gouttelettes d'émulsion l'état normal de l'anthocyane dans une cellule vivante (fig. 7, 8). En effet, l'anthocyane primitivement diffuse dans le suc cellulaire s'y précipite très facilement sous l'action des agents mécaniques et chimiques. Autrement, il aurait pu voir que les cellules épidermiques des pétales de la tulipe qui ne contenaient pas d'anthocyane, étaient beaucoup plus sensibles aux réactifs chimiques que les cellules voisines, qui contenaient de l'anthocyane (1).

Guilliermond n'a pas distingué les gouttelettes d'émulsion suspendues *dans le suc cellulaire, des chondriosomes suspendus uniquement dans le cytoplasme.* La dépendance des chondriosomes de la structure du cytoplasme a échappé à l'observation de ce savant, ce qui a entraîné l'explication de la présence des *chondriosomes et des plastides autour du noyau par l'action mystérieuse du noyau* sur les formations en question. D'autres savants, du reste, Fischler, Derschau, Romieu, Alexiew étaient arrivés à la même conclusion, c'est-à-dire que *les chondriosomes étaient une secrétion du noyau* (2).

(1) Extr. de *Rev. gen. Bot.* T. 31, 1919.

(2) Il faut aussi remarquer que dans les cellules végétales vivantes on peut distinguer deux sortes de gouttelettes suspendues dans le protoplasme, qui ont été d'ailleurs observées par Dangeard et Guilliermond. Ces gouttelettes sont les unes incolores, très réfringentes, moins nombreuses, appelées gouttelettes lipoïdales (fig. 5, 6 Gg) ; elles n'ont aucun rapport avec la formation des amyloplastides. Les autres sont très nombreuses, moins réfringentes, elles forment par leur agglomération serrée des perles (fig. 6 M) et des amyloplastides (fig. 6 Chl). Elles sont colorées en vert dans les tissus chlorophylliens. Cette coloration est naturellement très faible à cause de la petite dimension des gouttelettes isolées, mais elle est beaucoup plus vive lorsqu'elles sont groupées, surtout très distincte dans les agglomérations plus développées, c'est-à-dire dans les chloroplastes. Cette relation de l'intensité de la coloration verte chez les gouttelettes libres et les chloroplastes est comparable à l'intensité de la coloration rouge des globules rouges du sang qui, observés individuellement au microscope, sont jaunâtres tandis qu'agglomérés, présentent à l'œil nu une couleur rouge. On peut très facilement distinguer la couleur verte des chondriosomes dans les cellules vivantes des algues vertes et des mousses aquatiques (Fontinalis antipyretica).

Non seulement les amyloplastes, mais aussi les oléoleucites, comme je l'ai montré chez les Hépatiques, se forment par agglomération des gouttelettes. (*C. R. de l'Ac. des Sc.* de Paris 1921, 19 septembre).

2. Mouvements des chondriosomes.

Les chondriosomes *n'exécutent pas de mouvements autonomes mais sont passivement transportés* par le cytoplasme qui circule ; si le protoplasme est immobile, ils sont immobiles eux aussi. Contrairement aux gouttelettes et aux granules suspendues dans le suc cellulaire, les chondriosomes, étant placés dans le cytoplasme, *n'exécutent jamais les mouvemennts browniens.*

3. Possibilité d'accroissement autonome.

Il faut remarquer que ce *phénomène n'avait nulle part été observé réellement par les savants* ; *on l'affirmait simplement en comparant les agglomérats de différentes épaisseurs et de différentes longueurs. Les chondriomites sont produits grâce à la réunion des gouttelettes libres en séries et non par l'allongement des gouttelettes dans une seule direction*, comme on l'affirmait jusqu'à présent. (Pl. 11, fig. 1 b, c et comp. fig. 2).

4. Multiplication des chondriosomes.

Une observation plus minutieuse montre que les *gouttelettes disposées en paires comme des diplococcus ne présentent pas la bipartition* mitochondries, car ces figures sont produites lorsque deux gouttelettes se rapprochent l'une de l'autre grâce au mouvement circulatoire du cytoplasme ou bien lorsqu'elles ont émergé l'une à côté de l'autre du cytoplasme, pendant que la substance chondriosomique s'en séparait, (fig. 1 a et fig. 2 A). *Des agglomérats un peu plus* grands (plastides) en forme *de biscuit* ne présentent pas non plus la bipartition des plastides ni le gonflement des deux bouts des chondriomites, mais *la fusion des paires de ces formations.* Une tendance analogue à se réunir en paires peut être observée dans les cellules épidermiques de la corolle du *Stachys silvatica* et d'autres, où l'anthocyane diffuse dans le suc cellulaire se précipite, sous l'action de la solution 1 °/₀ Os O4, en une émulsion granulaire dont les granules, très subtiles d'abord, exécutent un moment un rapide mouvement de Brown, puis se joignent d'abord, en paires, ensuite, par plusieurs, en files de perles, La formation des *plastides en forme d'haltères* (figures de la prétendue bipartition) peut être provoquée par l'action des liquides *hypertoniques qui causent la plasmolyse*, ou bien par *une lésion mécanique* de la cellule au moment de l'exécution de préparations fraîches.

5. Fonctions physiologiques particulières aux chondriosomes.

On ne peut pas nier que la substance des chondriosomes, de même que le reste du contenu de la cellule vivante, des grains d'amidon, des gouttelettes d'huile et d'autres matières, subit une transformation biochimique. On le voit du reste très nettement sur les *mitochondries, agglomérées en plastides qui se transforment en amidon et en d'autres combinaisons.* Il n'est pas douteux, non plus, que, dans les cellules animales, il existe aussi une *transformation* des chondriosomes en d'autres combinaisons, *selon la constitution chimique de la substance chondriosomique* et du reste de la cellule. Mais attribuer aux chondriosomes la même identité substantielle dans toutes les espèces de cellules et l'aptitude de produire les combinaisons chimiques les plus diverses n'est pas justifié et d'autre part la *conception vitaliste des chondriosomes comme microorganismes* qui demeurent dans la cellule et qui produisent les diverses substances est plutôt *du domaine de l'imagination.*

6. Présence des chondriosomes dans chaque cellule vivante.

Bien que *la substance chondriosomique* constitue *un élément cytoplasmique très répandu*, elle se rencontre *en quantités très variables* et il y a même des cas où cette substance en forme de chondriosomes ne se laisse pas distinguer. Les partisans de l'hypothèse chondriosomique actuelle prétendent que, dans ces derniers cas, aussi, les chondriosomes existent, mais leur trop petite dimension ne permet pas de les voir (1).

---

(1) Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass sowohl Tier-als Pflanzenzellen existieren, in denen sie die zu optischen Wahrnehmbarkeit notwendige Grösse nicht erreichen. Dies könnte der Grund sein, warum Strasburger (1909) bei der Suche nach Mitochondrien in Pollenschläuchen von Lilium Marthagon mittelst meiner Methode, auch nicht das winzigste Mitochondrium zu erblicken vermocht hat, oder warum Scherrer (1914) die Plastosomen bei dem Lebermoos Anthoceros in der Scheitelzelle, den ausgewachsenen Sporenmutterzellen und den Sporen vermisste, während sie in allen übrigen Zellen des Gameto-und Sporophyten nachweisen konnte. Die Tatsache, dass die Plastosomen als solche in Zellen des ausgewachsenen Körpers fehlen können, hindert nun aber nicht, dass sie, soweit sie vorhanden sind, kontinuierlich existierende Zellbestandteile darstellen, welche nicht spontan in der Zelle entstehen, sondern nur wachsen und sich teilen und welche von einer Zellgeneration auf die andere übertragen werden. (Meves 1917, l. c. p. 292).

Il résulte de la comparaison quantitative que les *cellules riches en réserves de substances plastiques* possèdent *les plus grandes quantités de chondriosomes* au moment où cette substance plastique est produite ou mobilisée; donc, dans les tissus *qui assimilent* CO_2, dans les tissus qui la *transportent*, dans les *tissus qui avoisinent avec la zône méristématique* à laquelle cette substance est apportée en plus grande quantité et où elle est transformée. Dans *les cellules les plus jeunes des sommets* de croissance de la racine, de la tige et de la feuille il y a *si peu de substance chondriosomique* qu'on trouve seulement des gouttelettes libres (mitochondries) mais non leurs agglomérats *ou bien il n'y a même pas de gouttelettes libres*. Dans les *cellules végétatives plus âgées* où l'apport des *substances de réserve est arrêté, l'émersion des mitochondries s'arrête également*. La présence des chondriosomes dans quelques cellules génératrices n'autorise pas encore d'autres conclusions, de même qu'on ne saurait le faire pour les grains d'amidon ou les gouttes de graisse, rencontrées dans d'autres cellules pareilles.

Donc, comme il résulte de ce qu'on a dit plus haut, *les traits de microorganismes ou d'organites attribués aux chondriosomes n'existent pas en réalité* et l'explication du rôle des chondriosome doit abandonner ces anciens postulats plutôt à priori que prouvés. On ne peut pas cependant refuser aux observateurs des chondriosomes, le *mérite d'avoir attiré l'attention générale sur l'existence*, dans la substance de la cellule, *des combinaisons perceptibles à la vue qui* restent en certaine *relation génétique avec d'autres substances qu'on peut y distinguer morphologiquement* (1), des gouttes de graisse, du jaune d'œuf, de la vitelline (Altmann 1890, Zoja 1891), des plastides végétaux (Pensa, Lewitsky, Forenbacher, Guilliermond, Alvarados) des pigments anthocyaniques (Pensa, Moreau, Mirande, Politis, Guilliermond), des pigments de xanthophylle et des gouttes d'huile (Guilliermond), Meves suppose que les gouttes de graisse dans les cellules végétales, les membranes cellulaires, les résines et les substances mucilagineuses sont aussi d'origine chondriosomique. Pendant cette production les chondriosomes peuvent perdre partiellement leur individualité.

---

(1) Les chondriosomes, croit-on, sont l'origine des filaments nerveux et musculaires (Flemming).

On ne peut pas nier cependant que *cette relation génétique, n'étant basée que sur la ressemblance morphologique et le simple voisinage des gouttelettes des substances les plus diverses, peut n'être qu'apparente.* Il est possible que le monopole des fonctions physiologiques les plus variées, attribué aux chondriosomes, ne soit pas justifié. En tout cas il n'est plus douteux, aujourd'hui, *que le fait de trouver dans les chondriosomes des traits des microorganismes* (faculté de croissance, de bipartition et de mouvement) est *purement hypothétique* et les nombreuses opinions de ce genre, dont j'ai cité quelques unes, uniquement à titre d'exemples, n'ont aucune valeur scientifique. *La méthode expérimentale des recherches, quant aux chondriosomes, doit remplacer la méthode spéculative. Il ne faut pas revêtir les chondriosomes de la qualité d'organes spécifiques ou de microorganismes, mais y voir simplement les gouttelettes de la substance qui a émergé du cytoplasme.*

La valeur scientifique de l'hypothèse de chondriosomes.

Pour apprécier la valeur de l'hypothèse des chondriosomes, il faut se rendre compte de la manière dont elle définit *la relation des chondriosomes avec le reste de la cellule* et quelle est, exactement, cette relation. Car, selon la manière de comprendre les phénomènes physiologiques de la cellule vivante, on peut interpréter de façon diverse les formations particulières qu'elle renferme. Si nous nous imaginons que la fonction vitale essentielle de la cellule ne dépend pas de l'ensemble physico-chimique de son contenu mais des fonctions de diverses formations spécifiques qui s'y laissent distinguer, il est évident qu'on peut avancer indéfiniment sur la voie des recherches relatives à la substance de la cellule, à *une micro-organisation* et à une répartition du travail en éléments morphologiques les plus divers possédant plus ou moins d'autonomie physiologique.

Ce courant dans la cytologie morphologique a été fertile plutôt *en conceptions théoriques* qu'en résultats de quelque valeur réelle. La preuve en est les questions des chondriosomes, du noyau, du mécanisme de sa cariocinèse, de son rôle dans la cellule, etc., qui se présentent aujourd'hui encore plus compliquées qu'il y a 50 ans. La cytologie actuelle subissant dans ce cas la suggestion de certaines théories spéculatives, a perdu de vue son but principal et a tenté de chercher les correspondants réels des postulats *a priori*. Au lieu d'étudier, par exemple, les relations chimiques du noyau avec le reste de la cellule, elle a cherché à résoudre le problème de l'hérédité en ne s'appuyant que sur les propriétés morphologiques du noyau. On peut dire la même chose pour la question des plastides. On entame des discussions sur l'individualité des plastides au lieu de chercher à comprendre leur transformation en d'autres combinaisons. Ce courant, trop exclusivement théorique, conduit à imaginer des allégories d'organites de plus en plus hypothétiques, à admettre les « monades » et les « énergides », éléments de plus en plus petits. On se rappelle involontairement l'hypothèse de Reichert (1865) sur l'origine de la vie organique sur la terre : ce serait des autres corps célestes que des germes des organismes seraient tombés sur la terre (précipités — d'après Arrhenius (1910) — par la pression de la lumière). On peut ainsi éloigner indéfiniment la solution des problèmes les plus importants en perdant son temps en vaines spéculations.

On ne peut rappeler trop souvent la nécessité d'appliquer en cytologie les méthodes expérimentales physico-chimiques, en ne se servant d'observations morphologiques des cellules fixées et colorées que comme de méthode auxiliaire.

RÉSUMÉ

Dans le protoplasme des cellules végétales, on trouve très souvent en suspension des substances sous forme de gouttelettes.

Une substance est représentée par des gouttelettes très refringentes, incolores, appelées *gouttelettes lipoïdales* et une autre sous forme de gouttelettes plus petites, moins refringentes, appelées *mitochondries*.

Ces dernières formations ont le pouvoir de se grouper en séries de perles plus ou moins longues appelées *chondriomites* et *chondriocontes*, en sphères et en formations amiboïdes appelées *plastides*.

La forme de ces agglomérations est subordonnée à la structure du réseau protoplasmique.

Dans les cellules vivantes, la structure granulaire des chondriocontes, des chondriomites et des plastides est le plus souvent très facilement visible.

Dans les préparations fixées et colorées, cette structure devient moins distincte ; même si la structure granulaire n'est pas altérée par les fixateurs, la coloration par l'hématoxyline l'efface. Les différents savants, qui ont examiné les tissus fixés et colorés, ont souvent observé des chondriosomes en forme de batonnets, de filaments et de globules homogènes d'une dimension différente et en ont conclu que les petites gouttelettes s'allongent dans une même direction et donnent de cette manière des filaments homogènes. Ces derniers se transforment, disent-ils, par gonflement, en plastides. Une observation de tissus vivants ne justifie pas cette hypothèse.

Guilliermond explique la structure granulaire de ces formations, observée dans les cellules vivantes, comme résultant d'une altération des filaments originairement homogènes sous l'influence de l'eau.

Mais cette explication n'est pas justifiée parce que la structure granulaire des chondriomites est très distincte dans les cellules vivantes chez les plantes aquatiques que l'on peut observer directement au microscope.

L'hypothèse de la formation des plastides des chondriosomes soutenue par Forenbacher, Lewitsky, Meves et Guilliermond est justifiée, mais l'interprétation du mécanisme de ce phénomène ne me paraît pas correspondre à la réalité. *Les plastides naissent par agglomération des gouttelettes et non par gonflement de celles-ci*

L'hypothèse de la multiplication des chondriosomes et des plastides par division n'est pas non plus justifiée. La forme en haltère des chondriosomes et des plastides est produite par la juxtaposition de deux éléments et non par leur division.

Enfin, il faut remarquer que les différentes hypothèses sur les diverses fonctions physiologiques des chondriosomes proviennent le plus souvent d'idées préconçues.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Figure 1. — Schéma de la transformation des chondriosomes en plastides d'après l'interprétation de Guilliermond.

a) Multiplication d'une mitochondrie par division.

b) Croissance d'une mitochondrie en chondrioconte et chondriomite (c).

d, e, f) Premières phases de la transformation des chondriosomes en plastides par gonflement au centre (d) ou à leurs extrémités (e, f).

g) Phase plus avancée ; plastide avec un grain d'amidon.

h) Plastide après la résorption de l'amidon.

La structure des formations est homogène et leur forme est indépendante de la structure du cytoplasme.

Figure 2. — Schéma de la formation des séries de perles (B, C), des anneaux (D, E, F) des plastides sphériques (G, H) par agglomération des gouttelettes ordinairement libres en suspens dans le protoplasme, d'après mon interprétation.

A) Deux gouttelettes juxtaposées.

B) Gouttelettes réunies en séries ou en cercles autour des vacuoles (D, E, F).

G) Plastide naissant par agglomération de multiples gouttelettes autour d'une vacuole.

H) Plastide complètement évolué.

La structure des formations est granulaire et leur forme dépend de la structure vacuolaire du cytoplasme.

Figure 3. — Dessin de Guilliermond.

Cellule du méristème d'une racine de Courge. « Le chondriome est constitué par des chondriocontes, des courts bâtonnets et des grains » (Extr. du Bull. Biol. de la France et de la Belgique T. LIV, p. 474, Fig. 6. 1921).

Méthode de Regaud ; gross, 1500.

Figure 4. — Coupe fraîche correspondant à la fig. 3, faite et examinée par moi gross. 1500. En opposant cette figure à la fig. 3, on y voit une structure vacuolaire du cytoplasme et des gouttelettes en séries au lieu des filaments et des bâtonnets homogènes représentés par Guilliermond dans ses dessins.

Figure 5. — Dessin de Guilliermond (ext. de l. c. p. 488, fig. 157.

Iris germanica. Cellule du mésophylle d'une feuille. Ch. Chloroplastes, M. mitochondries inactives ordinairement sous forme de chondriocontes ; (in vivo Gross. 1500).

Figure 6. — *Iris germanica.* Cellule du mésophylle d'une feuille longue de 8 cm. ; d'après l'observation in vivo (gross. 1500) faite par moi. Chl. chloroplastes d'une structure granulaire et dimension différente. M. gouttelettes libres ou juxtaposées en séries. Gg. gouttelettes lipoïdales.

Figures 7 et 8. — Dessins de Guilliermond (ext. l. c. p. 502).

Formation des vacuoles à anthocyane dans les dents des folioles de Rosier (in vivo, gross. 1500. v. le texte) : structure des chondriosomes.

Figures 9 et 10. — Dessins de Guilliermond (ex. l. c.).

Evolution du chondriome dans la racine du Haricot. Chondriome d'une cellule du parenchyme cortical à un grossissement de 3000 ; A amyloplastes ; a amidon, M. mitochondries, ne jouant pas de rôle dans la formation de l'amidon, à l'état de grains et de bâtonnets, (Méthode de Regaud) (v. le texte).

GÉOTROPISME ET SENSIBILITÉ

par M. H. RICÔME

(Suite et fin)

Le relèvement. — On confond souvent le soutènement (effet-réplétion) et le relèvement, (effet-tropisme) ce qui rend incompréhensible qu'un rameau capable de se soulever au-dessus de l'horizontale ne devienne pas fatalement vertical.

Le soutènement est une question d'équilibre mécanique s'établissant en dehors de tout phénomène de croissance, le relèvement est une question d'inégalité dans la croissance. Réplétion et croissance dépendent, il est vrai, de l'élasticité des membranes et de la turgescence. Mais la turgescence qui suffit à maintenir une tige horizontale, ne provoque pas nécessairement une inégalité de croissance. L'inégalité de turgescence qui suffit à relever un rameau en croissance jusqu'à lui donner une direction oblique au-dessus de l'horizon suffirait à le redresser complètement. Mais cette inégalité varie avec l'obliquité et s'annule en une certaine direction qui n'est pas nécessairement verticale.

L'état de développement des cellules. — L'influence de la pesanteur sur l'élongation d'un massif de cellules est tout autre que son influence sur la division cellulaire. Pour avoir cru que la racine et la tige réagissaient toutes deux par leur région d'élongation, on s'est enlevé tout moyen de résoudre le problème de leur orientation inverse.

La sensibilité à la pesanteur. — Toutes les cellules végétales sont sensibles à la pesanteur parce que toutes sont constituées de corps pesants et qu'elles sont solidaires d'autres corps pesants. La réaction géotropique, qui est un effet indirect du poids, est localisée aux régions déformables là où elles sont déformées par cette action. Pour avoir cru à une localisation de la sensibilité, on a ajouté encore à la complexité du phénomène et l'on a admis une perception de l'impression avec transformation en une sensation, une transmission de la sensation de cellule en cellule, une transformation de la sensation en une réaction motrice. Les cellules à amidon mobile ne jouent aucun rôle particulier : la réception de l'impression s'effectue en leur absence, de même que la réaction. Il n'est pas d'autre dispositif de sensibilité et de réactivité à la pesanteur que le dispositif des cellules en appareil de turgescence clos.

2 — Facteurs de l'orientation géotropique

Les autres données permettant d'apprécier les faits sont les suivantes.

Les forces de tension. — La tension des tissus résulte d'un conflit entre les forces de croissance. S'il n'est pas possible de discuter de ces dernières, faute de données sur les conditions de la croissance des cellules, il est permis de tenir compte des forces de tension. Les forces de croissance fixent l'orientation des tiges et des racines dans la direction où elles s'équilibrent. La croissance est rectiligne quand elles sont égales et constamment en harmonie avec le poids sur toute la longueur d'un rameau. Elle est curviligne avec décurvation quand elles sont égales et variables d'autre façon le long du rameau. Elle est curviligne avec incurvation quand elles sont inégales.

Les forces de tension sont sous la dépendance de la pesanteur qui exerce une action sur la répartition de l'eau. Dans une tige inclinée on peut ramener ces forces à deux, sollicitant l'une la moitié supérieure de l'organe à se relever (force de relèvement), l'autre la moitié inférieure à s'abaisser (force d'abaissement). Les deux forces sont inégales dans une tige inclinée qui se redresse puisqu'elle s'incurve. Les expériences sur les organes fendus en long en fournissent la preuve. L'intensité relative des deux forces décide du relèvement ou de l'abaissement de l'organe par incurvation. L'orientation de chaque portion de l'organe est la direction où elles s'équilibrent.

Le régime aqueux. — Le régime aqueux est l'état d'équilibre d'ailleurs instable entre la consommation et l'apport d'eau. Ce régime a une influence prépondérante sur l'orientation parce que l'eau est l'agent de la pesanteur.

L'inégalité de croissance dépend de l'inégalité de turgescence (de la répartition de l'eau) et celle-ci dépend du régime d'irrigation (de la quantité d'eau). La pesanteur répartit l'eau inégalement. Son action de répartition est subordonnée aux forces moléculaires qui retiennent l'eau dans les cellules et notamment à l'osmose. Dans un organe que l'on éloigne de la verticale, l'afflux se produit constamment du côté inférieur. Les phénomènes moléculaires, surtout l'osmose, facilitent, gênent ou modifient la réaction, mais l'action de la pesanteur est partout la même ; elle est de même sens dans la racine et dans la tige.

Dans une tige d'abord verticale que l'on couche, les cellules ayant cessé de se diviser et à système vacuolaire très développé se comportent comme il suit. Les cellules inférieures se dilatent là où elles ne peuvent s'allonger (rameaux floraux, branches d'arbre) ; elles s'allongent là où l'élongation est possible (nœud des Graminées) ; elles accentuent leur allongement là où elles sont en voie d'élongation (cas habituel).

L'eau se trouvant répartie inégalement, les forces de croissance sont inégales. La tige s'incurve jusqu'au moment où elles s'équilibrent, ce qui se produit en direction oblique avec une quantité d'eau limitée, en direction verticale avec une forte dose d'eau.

Dans les régions de multiplication cellulaire, la répartition de l'eau influe sur les phénomènes de division et de cloisonnement.

3. — Orientation des tiges et des racines

Les données précédentes rendent compte du mode de croissance et de l'orientation des tiges et racines d'un même individu.

L'orientation des rameaux et des radicelles. — Dans un système ramifié, l'orientation des rameaux échappe d'autant plus à l'influence de la pesanteur que leur ordre d'insertion est plus élevé. Il ne s'agit ni d'hérédité, ni de constitution, puisque détachés ils poussent verticalement. Leur orientation dépend de leur position sur la plante, ce qui pour nous signifie de la quantité d'eau dont ils disposent, puisque la suppression de l'axe produit ce double effet de mettre à leur disposition une plus grande quantité d'eau et de déterminer leur redressement.

Lorsqu'on change l'orientation, les nouvelles conditions mécaniques déterminent une nouvelle répartition de l'eau.

L'eau est partiellement retenue par les forces moléculaires, mais elle obéit aussi aux conditions mécaniques internes. La proportion d'eau immobilisée et d'eau mobilisable dépend du régime aqueux. Là où le rapport de la surface au volume cellulaire diminue, la turgescence diminue et la membrane se détend, d'où la possibilité pour la cellule de recevoir une nouvelle quantité d'eau. Là ou ce rapport augmente, la turgescence augmente et la membrane se tend, d'où une condition favorable à l'expulsion d'eau. Or, là où nous pouvons avoir une idée de la déformation mécanique des cellules (effet du poids-mort), la déformation est telle que l'eau doit se porter de haut en bas. En outre, toutes autres conditions égales, l'eau doit se répandre surtout dans les tissus du bas.

Dans tous les cas, le changement d'orientation trouble l'équilibre mécanique des constituants (effet-poids). L'équilibre ne se rétablit que par une nouvelle répartition de l'eau (effet-réplétion). Mais alors les cellules se trouvent dans des conditions de croissance différentes (effet-tropisme).

La répartition finale, durable, de l'eau, celle où le rameau ne modifie plus sa direction de croissance, est fonction du régime d'irrigation. Comme les conditions mécaniques internes varient avec l'inclinaison et ne se retrouvent pas deux fois les mêmes entre — 90° et + 90°, il n'est qu'une seule position d'équilibre mécanique stable de croissance avec un régime constant.

La tige principale où l'eau est assez abondante pour pouvoir se répandre dans toutes les cellules, se dirige verticalement. Les rameaux de premier ordre où il n'en est pas ainsi, se dirigent obliquement. Les rameaux d'ordre plus élevé reçoivent l'eau parcimonieusement et ne modifient pas leur orientation initiale. Ils deviennent pendants au-dessous d'une certaine dose d'eau. Les changements d'orientation des derniers entrenœuds de *Cucurbita* constituent une démonstration saisissante de l'importance de la teneur en eau.

La nuit, la quantité d'eau augmente à mesure que la quantité de substances dissoutes diminue (elle diminue rapidement, dès les premières heures de la nuit, dit Lachs) ; le jour, le contraire se produit. Ces variations inverses des deux facteurs d'où résulte l'intensité de turgescence, se compensent de façon que le changement d'orientation journalier est souvent peu apparent. Mais la nutation et autres variations de la croissance se rattachent en partie à ces changements de la turgescence.

Les rameaux à symétrie de structure radiaire ont un géotropisme vertical ascendant ; sur la plante, il ne peut toujours se manifester faute d'eau. De même les radicelles ont un géotropisme vertical descendant ; il suffit de couper la racine principale pour qu'il puisse se manifester.

L'orientation inverse de la racine et de la tige. — La longue région d'élongation de la tige réagit de façon à s'incurver vers le haut. Il en est de même de la courte région d'élongation de la racine, ainsi qu'il résulte des expériences sur des organes fendus en long. Les deux moitiés du même organe réagissent différemment à cause de l'osmose. Par contre, la moitié inférieure de la racine se comporte comme la supérieure de la tige, la moitié supérieure comme l'inférieure de la tige.

Le sommet de la racine s'incurve vers le bas par suite de l'action de la pesanteur sur les constituants et de sa répercussion sur la multiplication des cellules, ce qui annihile l'effet opposé de l'élongation. Le sommet de la tige, à la germination, est parfois rabattu vers le bas et le demeure tant que les feuilles ne le relèvent pas passivement, ce qui ne peut être attribué à aucune autre cause extérieure que la pesanteur. Expérimentalement, il est possible de réaliser des conditions telles que le sommet demeure rabattu dans la plante développée.

Il n'y a pas lieu de s'étonner de la réaction inverse de massifs cellulaires où se produisent des phénomènes aussi dissemblables que des divisions nucléaires et des cloisonnements d'une part, d'autre part une augmentation de volume avec différenciation des cellules. L'opposition entre la racine et la tige tient à ce que la réaction est celle de cellules à deux stades bien distincts de leur développement.

4. — Nature du phénomène géotropique

Le géotropisme est un effet indirect de la pesanteur.

Dans le cas d'un rameau couché, on distingue trois phases : l'effet-poids qui fléchit l'organe, l'effet-réplétion qui corrige sa flexion et l'effet-tropisme qui l'incurve pour lui donner une orientation correspondant au régime aqueux. Ici les différences des conditions mécaniques apparaissent assez nettement et nous avons essayé de montrer les causes de la répartition inégale de l'eau. Là où le fléchissement initial n'existe pas, il est plus difficile de préciser la nature des déformations des cellules, mais il est certain que les conditions mécaniques sont modifiées par le changement d'orientation et qu'elles ne le sont pas uniformément. La réaction s'effectue dans le même sens que précédemment et elle dure tant que dure le désaccord entre l'équilibre relatif des constituants et l'équilibre général de l'organe.

C'est en définitive à ce désaccord que se ramème la courbure géotropique, donc au trouble dans l'équilibre mécanique interne. Le géotropisme est une réaction qui repose sur la croissance et où l'eau joue un rôle cassical à cause de sa mobilité et de son renouvellement, parce que la turgescence est une question de quantité d'eau (quelle que soit la cause qui introduise l'eau dans la cellule ou en provoque la sortie : osmose, conditions mécaniques ou autre cause éventuelle). L'eau est l'agent de la pesanteur.

L'appareil osmotique constitué par le sac protoplasmique hémiperméable est enfermé dans des alvéoles dont les parois perméables, mais peu extensibles à moins que n'interviennent des phénomènes de nutrition, tendent par leur élasticité à s'opposer à l'expansion du sac protoplasmique et introduisent dans la réaction une résistance mécanique. Tout phénomène d'ordre mécanique, électrique ou chimique qui modifie les propriétés physiques des membranes, doit nécessairement provoquer un changement dans la direction de la croissance de la cellule ou de l'ensemble des cellules. La fluidité de l'eau qui lui donne la posibilité de filtrer à travers les cloisons d'un massif pluricellulaire permet à l'élasticité des membranes d'intervenir efficacement.

Dans un organe pluricellulaire, on ne voit pas quel phénomène chimique introduirait au début une différence entre deux cellules homologues différemment placées. On ne sait rien des phénomènes électriques qui peuvent se passer dans les tissus. Par contre, il est incontestable que des différences de conditions mécaniques existent et qu'elles doivent avoir une répercussion. Ces conditions déterminent une répartition inégale de l'eau et l'activité du protoplasme en devient différente d'une cellule à l'autre. Cette répartition n'est pas une simple présomption, mais un fait constaté dans plusieurs cas, même dans des organes incapables d'allongement.

Si l'on se rappelle que chaque portion d'un axe a une orientation déterminée et distincte de l'orientation des régions voisines (exemple : les phénomènes de décurvation), que l'orientation des branches d'une espèce rameuse est en harmonie avec la facilité d'approvisionnement en eau que leur donne leur position sur la plante, qu'un changement de régime aqueux modifie l'orientation (exemple : changement dans l'absorption ou la transpiration, suppression de rameaux), qu'il est possible de prévoir d'avance le sens de la réaction d'un organe donné dont on change soit l'orientation, soit le régime aqueux, on arrive à cette conclusion que la cause initale du géotropisme est d'ordre mécanique.

Le géotropisme est la conséquence physique de l'action mécanique qu'exerce la pesanteur sur des corps pesants agencés en cellules vivantes, encloses de membranes élastiques et perméables.

Il s'agit là d'une sensibilité générale et non d'une sensibilité réservée à des cellules différenciées. Chez les animaux, on nomme sensibilité ce qui se rapporte aux organes des sens et au système nerveux. Mais toutes les autres cellules de l'organisme animal sont sensibles, au sens qu'il convient d'attacher aux phénomènes de géotropisme. Le mot irritabilité ne serait pas inutile pour désigner ce mode de réaction de l'organisme, à la condition de laisser au mot le sens que lui a donné Claude Bernard : réaction du complexe cellulaire. L'irritabilité, sens d'orientation de la substance vivante, est une conception inexacte.

En résumé : Les expressions telles que cerveau des plantes, organes sensitifs géopercepteurs, sensations géoesthésiques, ne sauraient être appliquées aux réactions des végétaux. Les manifestations géotropiques, si discordantes qu'elles soient en apparence, résultent de modifications de la croissance s'effectuant toujours et partout dans le même sens et conformément aux lois physiques, et non en sens divers en vertu d'une aptitude de la substance vivante, propre à contrecarrer ces lois.

Il n'y a pas une réaction propre à la racine et une réaction propre à la tige, comme le veut la théorie de l'irritabilité ; il y a un même effet portant sur des cellules à deux stades différents de leur évolution. Il n'y a pas une réaction particulière à chaque rameau, sous l'effet d'une irritabilité mise en jeu par des statolithes ou par des ferments localement annihilés par des anticorps : il y a seulement une distribution inégale de l'eau entre les divers rameaux dont la position relative fixe les possibilités d'approvisionnement, comme l'ont admis de tout temps les horticulteurs, et il y a une orientation déterminée — et une seule — pour un organe donné disposant d'une quantité d'eau donnée. Mais au-dessous d'une certaine dose, l'eau retenue par les forces moléculaires ou micellaires échappe à cette action indirecte de la pesanteur : l'organe incapable de réagir conserve la direction qu'on lui impose, en fléchissant plus ou moins sous le poids suivant la teneur en eau.

La croissance curviligne ne diffère en rien d'essentiel de la croissance rectiligne. Nous sommes arrêtés dans la connaissance des deux modes de croissance par la même raison, l'ignorance des conditions d'activité de la substance vivante. Il n'y a pas lieu de placer l'un des modes avec les phénomènes de sensibilité et l'autre parmi les phénomènes de nutrition.

La variété des phénomènes géotropiques dans une plante donnée tient avant tout : 1° à l'état d'activité des cellules (état de division ou d'élongation, capacité de croissance), 2° à l'état de turgescence des cellules (intensité absolue et intensité relative, dues à la quantité de principes dissous assurant à la cellule un pouvoir osmotique potentiel, mais dues surtout à la quantité d'eau, quantité qui règle la pression de turgescence effective et dont la répartition est régie non pas seulement par l'osmose, mais aussi par les conditions mécaniques internes).

Ce mécanisme repose sur l'existence de membranes fermes et élastiques, constituant un tout cohérent, un peu déformable et propre à réagir contre toute déformation, grâce à sa perméabilité et grâce à la mobilité de l'eau. Le géotropisme résulte de la distribution de l'eau entre les diverses alvéoles de l'ensemble. Il ne faut donc s'étonner ni de l'absence d'action morphogène de la pesanteur chez les animaux dont les tissus mous excluent toute manifestation de cette nature, ni des variations du géotropisme des plantes sous l'action de toutes les causes qui influent sur la répartition de l'eau dans l'organisme végétal. En somme, c'est la pesanteur qui régit tous les tropismes quelle qu'en soit la cause initiale : orientation, régime aqueux, intervention inéquilatérale de la lumière, de la chaleur ou de l'humidité, et vraisemblablement aussi contact.

H. Ricôme

REVUE DES TRAVAUX DE BOTANIQUE
TROPICALE ET SUBTROPICALE
(1910-1919)

par **P. CHOUX**

(Suite)

Après la préparation, la QUESTION DU COPRAH DANS LES COLONIES FRANÇAISES mérite de retenir notre attention. En effet, bien que le coprah soit l'oléagineux le plus important utilisé par l'industrie française après les graines d'arachide et de lin, la part de nos colonies dans l'approvisionnement de la métropole est très réduite, puisqu'elle est au maximum de 15 %. Cette situation extrêmement dangereuse pour notre industrie des graisses végétales a surtout attiré l'attention du Congrès colonial de 1918 et la question s'est posée de savoir dans quelle colonie il convenait de développer la culture du cocotier (1)

Les îles du Pacifique pourraient permettre un développement d'une certaine ampleur, car le cocotier représente la principale culture de nos établissements océaniens (2). Mais toute la main-d'œuvre disponible est absorbée par les plantations actuelles et à ces désavantages, les îles du Pacifique joignent ceux provoqués par la rareté des communications directes avec la France, de sorte que le coprah s'en va surtout aux Etats-Unis (3).

---

(1) F. DE ROUX : *Rapport général de la Section des oléagineux* (Congrès d'Agriculture coloniale de 1918, Paris, Challamel).

(2) FROMENT-GUIEYSSE : *Les ressources agricoles des Etablissements français de l'Océanie* (J. d'Agric. trop., 30 avril 1910, p. 105). — *Notice sur le Cocotier en Nouvelle-Calédonie* (Bull. de l'Off. col., juin 1911, p. 202).

(3) G. JULIEN : *Les oléagineux aux Etablissements français de l'Océanie* (Congrès d'Agric. col. 1918, Paris, Challamel, p. 539). — JACQUIER : *Les oléagineux aux Nouvelles-Hébrides* (id., p. 548).

Ce sont encore des raisons analogues que l'on peut faire valoir pour Madagascar, où, d'autre part, la création d'une cocoteraie a souvent contre elle l'impossibilité de trouver des surfaces assez vastes pour constituer économiquement une grande plantation (1).

La côte occidentale d'Afrique paraît plus occupée par le Palmier à huile, et si le Cocotier, assez répandu dans toute la zone littorale du Dahomey, est une culture en voie d'évolution, dont on peut, en toute sécurité, escompter la réussite, l'extension en paraît cependant assez limitée (2).

Le Sud de l'Annam et surtout la Cochinchine réunissent au contraire toutes les conditions favorables à un développement intensif de la culture du Cocotier (3) et cet arbre peut et doit devenir une source de richesse pour la Cochinchine. C'est également l'opinion de M. Chevalier (4), pour qui le Cocotier est, dans l'état actuel, l'essence oléagineuse la plus intéressante à multiplier en Cochinchine.

Enfin nous voudrions signaler en terminant le développement formidable pris pendant la guerre par L'INDUSTRIE HUILIÈRE DANS LES PAYS PRODUCTEURS de coprah ou dans les pays voisins, les mers d'Extrême-Orient offrant plus de sécurité pour les navires que les mers d'Europe.

On trouve maintenant des huileries modernes dans l'Inde anglaise (5), dans les Indes néerlandaises (6), qui envoient même leurs huiles en Amérique dans des bateaux-citernes (1). Mais, c'est surtout aux îles Philippines que l'industrie de l'huile de coco a pris une grande importance, et cela surtout à partir de 1916-1917. Alors qu'avant cette date on fabriquait très peu d'huile aux Philippines, on comptait en 1918, à Manille seulement, 12 usines (2), qui, utilisant une bonne partie du coprah philippin, ont restreint d'autant les exportations (3). En 1919, 31 huileries fonctionnaient à Manille et, fait extraordinaire, les Philippines ont, cette même année, importé du coprah en provenance de Java (4). Le Japon (5) et les Etats-Unis (6) ont de même profité de la guerre pour travailler le coprah sur une vaste échelle, de sorte qu'il est permis de se demander si l'approvisionnement de la France n'est pas sérieusement menacé.

---

(1) Bénazet : *Le Cocotier aux Comores et à Madagascar* (Congrès d'agriculture Coloniale de 1918, Challamel, Paris p. 441).

Desloy : *Les oléagineux de la région nord-nord-ouest de Madagascar* (id., p. 460).

(2) Houard : *Notice sur l'agriculture au Dahomey* (id. p. 289).

(3) Ascoli : *Les oléagineux en Indo-Chine* (Congrès d'agric. col. de 1918, p. 489).

De Barthélemy : *Les oléagineux en Indo-Chine* (id., p. 491).
Morange : *Le Cocotier en Cochinchine* (id. p. 503).
Le Cocotier à Phu-quoc (id. p. 514).
Duchesne : *Les oléagineux en Cochinchine* (id. p. 521).
Mezin-Cuëtan : *Le Cocotier en Cochinchine* (id. p. 525).

(4) Chevalier : *Observations sur la culture de quelques plantes oleagineuses en Indo-Chine* (Bull. économ. de l'Indo-Chine, p. 300, mars-avril 1918).

(5) *Industrie de l'huilerie dans l'Inde* (Bull. des Mat. gras. de l'Inst. colon. de Marseille, 1919, n° 5, p. 215).

(6) *Industrie des huiles végétales dans les Indes hollandaises occidentales* (id., 1919, n° 3, p. 115).

Nous dirons encore qu'aux îles Philippines comme aux Etats Fédérés Malais on a envisagé la FABRICATION DE L'HUILE DE COCO SANS PASSER PAR LA FABRICATION PRÉALABLE DU COPRAH. Les essais ont porté sur l'obtention d'huile à partir de la pulpe fraîche de noix de coco et de la pulpe râpée et séchée artificiellement. Eaton (7) pense que cette dernière méthode peut devenir une industrie de grande valeur. La question n'est pas sans intérêt pour nous, puisqu'on pourrait fort bien exporter cette pulpe rapée et séchée artificiellement et qui, bien préparée, serait moins sujette que le coprah a être attaquée par les taches d'humidité ou les moisissures, pourvu que la teneur en humidité ne soit pas supérieure à une certaine limite.

---

(1) *Le transport des huiles de coco en bateaux citernes* (id., 1919, n° 6, p. 256).

(2) *Production du Cocotier aux îles Philippines* (The Agric. Bull. of the Fed. Mal. States, v. VI, n° 11, pp. 517-520, sept.-oct. 1918). (Analysé dans Inst. Internat. d'Agric., Bull. mens. des rens. agric., juillet-sept. 1919, n° 892).

(3) *L'industrie de l'huile de coco aux Philippines* (Bull. des Mat. grass. de l'instit. col. de Marseille, 1919, n° 3, p. 104).

COOKSON : *Rapport sur les Produits de la Noix de Coco dans les Philippines* (id., 1919, n° 6, p. 250).

(4) *Les îles Philippines deviennement importatrices de coprah.* (Bull. de l'agence génér. des col. p. 205, févr. 1920 d'après le Journal de la marine marchande du 11 déc. 1919).

(5) *L'insdustrie des matières grasses au Japon* (Bull. des Mat. grasses de l'Inst. col. de Marseille, 1919, n° 1, p. 26).

Fabrication des huiles végetales du Japon (1919, n° 5, p. 216).

(6) *The Copra industry of the Pacific Islands and the War* (Bull. of the Imp. Inst., Vol. XIII ; n° 4, oct-déc. 1915, p. 639).

Le coprah dans le monde (Bull. écon. de l'Indo-Chine, mars-avril 1919, p. 277).

(7) EATON : *Produits du coprah et de la noix de coco* (Bull. des Mat. gras. de l'Inst. col. de Marseille, 1919, n° 6, p. 242 ; extraits d'un article paru dans l'Agric. Bull. des Etats Fédérés Malais).

On pourra encore consulter :

— Adam : *Le Cocotier en Afrique occidentale française* (L'Agricult. prat. des pays chauds, janvier-juin 1910).

— *Note sur la culture du Palmier-cocotier* (Bull. agric. du Congo belge, déc. 1910, p. 227).

— Lan : *Le Cocotier* (Saïgon, Schneider, 1911).

— Duport : *Note sur le Cocotier en Extrême-Orient* (Bull. économ. de l'Indo-Chine, nov.-déc. 1911, p. 885, n° 93).

— Rorer : *Bud-rot of the Cocoa-nut Palm* (West Indian Bull., 1912, XII, n° 4, p. 443).

— Urich : *Cocoa-nut Palm insects in Trinidad* (id. p. 446).

— Dupont : *Notes sur quelques cochenilles qui attaquent le Cocotier* (L'Agricult. prat. des pays chauds, févr. 1913).

— Adam : *Préparation des produits du Cocotier* (id., oct. 1913, p. 197).

— Barrett : *The Philippine Cocoa-nut industry* (Bull. n° 25, Bur. of. Agric., Manila 1913).

— Friederichs : *Uber den gegenwärtigen Stand der Bekämpfung des Nashomkäfers (Oryctes rhinoceros) in Samoa* (Tropenpflanzer, oct. et nov. 1913).

— Dupont : *Contribution à l'étude du Cocotier aux Seychelles* (L'Agricult. prat. des pays chauds, mai 1913, p. 345).

— Pratt : *The Coconut and its products, with special reference, to Ceylan* (The Philipp. Journ. of Sc.) Vol. IX, Sect. A, Chemic. and Geolog. Sc. and The Ind., n° 2, april 1914, p. 177).

Palmier à huile

La question du Palmier à huile est un des problèmes les plus à l'ordre du jour en matière de production coloniale. Le succès obtenu depuis quelques années par les cultures d'*Elæis guineensis* en Malaisie fait peser sur nos colonies d'Afrique une menace qu'il serait vain de nier et qui a particulièrement attiré l'attention des milieux spécialisés.

Cependant, bien avant que la Malaisie ne se révélât pour le Palmier à huile un concurrent peut-être aussi dangereux que pour le caoutchouc, tous les travaux sur le Palmier à huile avaient fait ressortir la nécessité d'améliorer l'exploitation et la production des *Elæis* que l'on trouve à l'état sauvage sur la côte occidentale de l'Afrique tropicale.

Dans l'ouvrage qu'il publiait en 1910 sur le Palmier à huile en Afrique occidentale française, M. Adam (1) parlait déjà de culture et déclarait que, si l'on veut poursuivre l'amélioration du Palmier à huile, c'est surtout par une culture véritable, accompagnée de sélection des semences, qu'on y arrivera. C'est le seul moyen de propager uniquement les bonnes variétés, toutes les variétés n'ayant pas la même valeur productive. L'amélioration de la production devrait être complétée par la répression des fraudes, la suppression des procédés indigènes pour la préparation de l'huile de palme, le concassage mécanique des noix de palme. Les méthodes locales de fabrication d'huile de palme ne permettent qu'une extraction incomplète de la matière grasse contenue dans les fruits et ne donnent qu'un produit de mauvaise qualité. Les procédés mécaniques modernes, comme le procédé français Poisson ou le procédé allemand Haake, amélioreront sensiblement le rendement et la qualité de l'huile.

Nous montrerons au cours de notre étude que tous les auteurs sont arrivés sensiblement aux mêmes conclusions que M. Adam et que les desiderata qu'il a formulés sont toujours d'actualité.

M. Adam avait déjà attiré l'attention sur l'importance de la question des VARIÉTÉS. C'est également un des points qui a le plus préoccupé M. Chevalier dans ses *Documents sur le Palmier à huile* (2). L'auteur se base surtout sur les caractères tirés du fruit pour distinguer la plupart de ces variétés. Il a été ainsi amené à scinder *l'Elaeis guineensis* en deux sous-espèces — qui pourraient peut-être même être élevées au rang d'espèces — suivant que les fruits non mûrs ont une teinte noire (s. sp. *nigrescens*) ou verdâtre (s. sp. *virescens*). Chacune de ces sous-espèces comprend à son tour plusieurs variétés. Une clef dichotomique résume les caractères distinctifs de tous ces types.

MM. Jumelle et Perrier de la Bathie ont ajouté aux variétés de

---

(1) ADAM : *Le Palmier à huile en Afrique occidentale française* (Paris, Challamel 1910).

(2) A. CHEVALIER : *Documents sur le Palmier à huile*. (Les végétaux utiles de l'Afr. trop. franç. ; fascic. VII ; 1re part., juillet 1910, Challamel, Paris).

M. Chevalier une variété *madagascariensis* (1). Ces auteurs ont en effet signalé, pour la première fois, que *l'Elæis guineensis* existait à l'état spontané à Madagascar entre 17° et 21° de latitude sud, alors qu'auparavant cet arbre n'était connu, comme particulièrement abondant, que dans la moitié occidentale de l'Afrique tropicale, entre le 13° degré de latitude nord et le 5ᵉ degré de latitude sud. L'aire de distribution de l'espèce dans l'est de l'Afrique se trouve donc notablement élargie. Cet *Elæis guineensis* var. *madagascariensis* paraît d'ailleurs peu productif et ne peut être exploité au point de vue commercial. Quant à la place que cette variété doit occuper dans la classification de M. Chevalier, elle n'avait pu être précisée par ses créateurs en 1910. En 1914, dans son ouvrage sur les plantes oléagineuses, M. Jumelle (2) pense que le Palmier à huile de Madagascar pourrait constituer une troisième sous-espèce *rubescens*, car, même jeunes, les fruits en sont déjà rougeâtres. Avant cette date, en 1912, Beccari (3) en avait fait une espèce distincte *Elæis madagascariensis* Becc., à cause de la forme de la fleur mâle.

Le botaniste italien adopte la même manière de voir dans son mémoire de 1914 (4), où il a entrepris à son tour une description et une étude systématique des diverses variétés de Palmier à huile. Mais il n'admet pas par contre la distinction en deux sous-espèces proposée par M. Chevalier, car la morphologie conduit à rapprocher des variétés qui, d'après la classification adoptée antérieurement, sont placées dans deux catégories différentes. Le caractère invoqué par M. Chevalier n'est donc pas suffisant pour justifier une semblable subdivision en deux sous-espèces. Beccari pense, en outre, que, parmi les variétés de M. Chevalier, un certain nombre sont le résultat plus ou moins durable d'une amélioration culturale ou, au contraire, d'une dégénérescence pathologique.

---

(1) H. Jumelle et H. Perrier de la Bathie : *Le Palmier à huile de Madagascar* (Bull. économ. de Madagascar, 2ᵉ sem. 1910, p. 174). Les matières grasses, 15 janvier 1911).

(2) Jumelle : *Les cultures coloniales. Plantes oléagineuses* (page 48).

(3) Beccari : *Palme del Madagascar* (Firenze, 1912).

(4) Beccari : *Contributo alla conoscenza della Palma a olio* (L'Agricolt. col. Anno VIII ; n° 1, pp. 5-37 ; n° 2, pp. 103-118 ; n° 3, pp. 201-212 ; n° 4, p. 255-270 geninaco-aprile 1914).

M. Jumelle (1), résumant en 1917 les principales observations déjà faites sur les fruits de plusieurs variétés de Palmier à huile, se rallie à l'opinion de Beccari et, plaçant sur le même rang, en les désignant uniformément comme variétés, toutes les modifications au type spécifique *guineensis*, établit un tableau permettant de distinguer aisément ces variétés déjà connues. L'auteur n'utilise que les caractères tirés du fruit pour dresser ce tableau d'ensemble.

Une variété très spéciale de palmiste est celle que M. Annet (2) a cru signaler au Cameroun en 1918 et dont il a fait la sous-espèce *Elæis Poissonii*. Elle se distingue de toutes les variétés de Palmier décrites par ses fruits enclos dans une sorte de gaine charnue formée par l'accrescence de six staminodes contenus dans la fleur femelle. Ces staminodes contiennent la même proportion d'huile que le péricarpe. Le fruit est en général assez volumineux. M. Annet distingue dans cette sous-espèce deux variétés : *tenera* et *dura*. Seule la variété *tenera* est intéressante, en raison de son rendement très élevé en huile et en amande.

En réalité, cette sous-espèce n'était pas entièrement nouvelle. Elle avait été signalée par le Dr Gruner et M. Adam au Togo et au Cameroun, où elle est désignée sous le nom de *Klude* ainsi qu'au Dahomey. M. Jonhson l'avait rencontrée dans la Nigeria près de Calabar en 1912 (3).

---

(1) H. Jumelle : *Les varietes du Palmier à huile* (Ann. du Mus. col. de Marseille, 1917, 2e fascic., p. 39).

(2) Annet : *Le Palmier à huile au Cameroun* (Congrès d'Agriculture Coloniale, 1918, section des oléagineux, T. II, p. 372).

— Fauchère : *Une variété nouvelle de Palmier à huile à grand rendement* (Bull. de la Soc. Nat. d'acclimat., sept. 1918, p. 285).

(3) *The African palm oil industry* II (Bull. of the Imp. Instit., Vol. XI, n° 2, aprile-june 1913, p. 218).

— *Oil Palm with Fleshy Perianth* (Bull. of Miscell. Inform. R. B. Gard Kew, 1913, n° 2, p. 92).

(à suivre).

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES

DU

VEXIN FRANÇAIS

par M. Pierre ALLORGE

(suite et fin)

2. — EVOLUTION DES GROUPEMENTS

L'évolution naturelle des groupements végétaux se réalise rarement de façon intégrale dans un territoire très cultivé comme celui-ci et les séries progressives n'aboutissent pas, dans la majorité des cas, au stade final, climatique.

Le plus souvent, en effet, l'Homme intervient soit directement, soit indirectement, pour modifier cette évolution dans un sens favorable ou supposé favorable à ses besoins.

Cette intervention peut s'exercer, il est vrai, dans le sens même de l'évolution naturelle comme c'est le cas, par exemple, dans les tourbières de vallées où la Moliniaie consécutive au *Schœnetum* peut s'édifier soit par draînage naturel (élévation du substratum tourbeux), soit par draînage artificiel (fossés d'écoulement) ; dans les deux cas, la succession est la même, il y a seulement accélération dans le second cas. On peut également assimiler aux *successions accélérées* les successions qui se réalisent lorsque des arbres sont plantés sur les pelouses calcaires ou dans les landes.

Mais en général, l'Homme retarde ou arrête complètement les successions naturelles sans prévoir qu'il sera souvent impuissant à rétablir plus tard l'ordre naturel.

Les séries dont j'ai pu analyser des types les plus complets sont celles dont le terme initial est constitué par un groupement aquatique : série des bras morts de la Seine, série des fossés de tourbières à Hypnacées, série des mares siliceuses.

Cette dernière série est particulièrement intéressante puisque développée dans une station artificielle, elle ne s'en comporte pas moins comme une série naturelle.

Les séries qui débutent par des groupements terrestres — xérophiles comme la série des pelouses calcaires ou hygrophiles comme la série des talus suintants siliceux — aboutissent généralement à des groupements subclimatiques déterminés par des facteurs édaphiques ou biotiques.

Enfin, beaucoup de groupements sont maintenus par l'Homme dans un état de stabilité artificielle : les associations de prairies mésophiles sont typiques à cet égard.

3. — RÉPARTITION DES GROUPEMENTS ET DES ESPÈCES

Chacune des cinq grandes subdivisions physiographiques que j'ai établies dans le Vexin français (cf. p. 30 et Carte 1), *grandes vallées*, *vallées secondaires*, *côteaux calcaires*, *plateaux de grande culture*, *hautes buttes tertiaires*, est caractérisée par la présence de groupements et d'espèces particulières ainsi que par l'abondance relative de certaines espèces. Il ne sera pas inutile de résumer ici les traits botaniques essentiels de ces cinq ensembles physiographiques.

1. Grandes vallées. — Les groupements aquatiques et littoraux d'eaux fortement minéralisées ont dans l'Oise et la Seine leur optimum de développement : la Scirpaie, l'association à *Limnanthemum peltatum*, le plancton à Diatomées, l'association à *Brassica nigra* ne s'écartent guère de ces vallées, et parmi les espèces qui leur sont spéciales, je citerai : *Fissidens Julianus*, *Limnanthemum peltatum*, *Naias major*, *N. minor*, *Vallisneria spiralis*, *Leersia oryzoides*, *Scirpus maritimus*, *Sium latifolium*, *Sisymbrium supinum*, *Brassica nigra*.

Sur les alluvions anciennes, plusieurs psammophiles du *Corynephoretum* sont localisées dans la vallée de la Seine : *Spergula pentandra*, *Brassica Cheiranthus*, *Scleranthus perennis* ainsi qu'un certain nombre d'espèces des friches et moissons sablonneuses, *Eragrostis major*, *Polycnemum majus*, *Farsetia incana*, *Corrigiola litoralis*, *Plantago arenaria*, *Heliotropium europæum*, *Amsinckia angustifolia*, *Valerianella coronata*.

Parmi les espèces qui sont rares en dehors des alluvions anciennes et qui très abondantes ici peuvent également servir à caractériser ces alluvions, je nommerai : *Artemisia campestris*, *Armeria plantaginea*, *Trifolium striatum*, *Cynodon Dactylon*.

Enfin, la présence de deux grandes voies ferrées, le trafic de la batellerie, entretiennent un nombre croissant d'espèces rudérales dont beaucoup ne s'écartent pas de ces grandes valléés.

2. VALLÉES SECONDAIRES. — La présence de grandes tourbières à Hypnacées et de prairies tourbeuses est le trait différentiel de ces vallées ; *Calliergon giganteum*, *Preissia commutata*, *Campylium helodes*, *Calamagrostis lanceolata*, *Carex paradoxa*, *C. teretiuscula*, *C. filiformis*, *Cladium Mariscus*, *Liparis Lœselii*, *Drosera longifolia*, *Potamogeton coloratus*, *Euphorbia palustris*, *Sonchus palustris*, *Aconitum Napellus*, *Stellaria palustris*, *Cyperus longus*, *Helosciadium repens*, *Sagina nodosa*, *Geum rivale* y sont strictement localisés. C'est là un ensemble d'éléments montagnards ou arctiques qui figurent les vestiges de la dernière période glaciaire et pour lesquels les tourbières sont des sortes de « territoires de refuge ».

L'Aulnaie est représentée dans les vallées secondaires par des individus très bien développés et très nombreux ; *Cardamine amara*, *Impatiens Noli-tangere* sont spéciales à ces Aulnaies de vallée, *Cirsium oleraceum* y est plus abondant que partout ailleurs.

Enfin, *Trifolium patens*, *Œnanthe silaifolia*, *Œ. peucedanifolia*, *Senecio aquaticus*, *Polygonum Bistorta* n'existent que dans les prairies de vallées secondaires.

3. COTEAUX CALCAIRES. — Plusieurs de ces groupements trouvent ici les stations et le climat local qui leur conviennent le mieux : pelouse à *Festuca duriuscula*, rochers chauds à *Grimmia orbicularis*, bosquets de Chêne pubescent sur les versants les mieux exposés, bois de Chênes et de Frênes, rochers ombragés à *Mnium rostratum*, Hêtraie, sur les autres versants.

Un grand nombre d'espèces sont par suite localisées sur ces coteaux.

Sur les rochers et les pelouses découvertes, dans les bosquets clairs de Chêne pubescent, je citerai les espèces suivantes :

Cladonia convoluta
Pleurochæte squarrosa
Funaria calcarea
Crossidium squamigerum
Grimmia orbicularis
G. crinita
Cylindrothecium concinnum
Melica ciliata
Stipa pennata
Avena pratensis
Sesleria cærulea
Phalangium ramosum
Epipactis atro-rubens
Herminium Monorchis
Ophrys aranifera
Orchis ustulata
Limodorum abortivum
Quercus pubescens
Thalictrum minus
Thlaspi montanum
Hutchinsia petræa
Astragalus monspessulanus
Genista prostrata
Ononis Columnæ
Coronilla minima
Amelanchier vulgaris
Linum alpinum
L. tenuifolium
Euphorbia Esula
Fumana procumbens
Helianthemum montanum
H. polifolium
Bupleurum aristatum
Teucrium montanum
Thymus humifusus
Rubia peregrina
Globularia vulgaris
Linosyris vulgaris

Cet ensemble où des éléments méditerranéens et pontiques sont juxtaposés à des éléments montagnards et alpins, est en tous points comparable aux colonies xérothermiques du Jura ou des Alpes et l'on peut lui attribuer la même origine.

Les espèces suivantes sont localisées dans les bois calcaires des versants moins chauds, *Polygonatum officinale*, *Carex digitata*, *Scilla bifolia*, *Cephalanthera ensifolia*, *Anemone Hepatica*, *Helleborus fœtidus*, *Digitalis lutea*, *Lithospermum purpureo-cæruleum*; c'est là également que *Melittis melissophyllum*, *Stachys alpina*, *Actæa spicata*, *Cephalanthera pallens*, *Daphne Laureola*, sont le plus fréquent. C'est la flore des forêts mêlées des basses montagnes calcaires de l'Europe centrale.

4. PLATEAUX DE GRANDE CULTURE. — Presque entièrement occupés par des moissons et des cultures sarclées, ces plateaux ne possèdent pas de groupements particuliers et les espèces messicoles ou rudérales qui s'y rencontrent se retrouvent dans les champs des vallées ou des côtes.

Les bois épars sur ces plateaux ou sur leur bordure, qui représentent ce qui reste de la végétation primitive se rattachent directement aux bois siliceux et calcaires des alluvions anciennes ou des pentes ; seul le bois du Coudray héberge quelques espèces spéciales, *Potentilla splendens*, *Conopodium denudatum*, *Spiræa Filipendula*, *Fragaria collina*.

5. HAUTES BUTTES TERTIAIRES. — Avec leurs bois tourbeux,

leurs landes, leurs mares siliceuses, leurs Châtaigneraies, leurs moissons argilo-siliceuses, ces hautes buttes constituent un ensemble très bien individualisé par un nombre élevé d'espèces et de groupements spéciaux. Caractérisées édaphiquement par la dominance des sols siliceux, ces hautes buttes nourrissent une végétation essentiellement calcifuge.

Les associations suivantes sont strictement localisées dans ces hautes buttes : plancton à Desmidiées, association à *Scirpus fluitans*, association à *Heleocharis multicaulis*, *Montietum*, association à *Cicendia filiformis*, *Ericetum Tetralicis*, Aulnaie à Sphaignes, association à *Rhacomitrium aciculare*, lande à *Ulex nanus*.

Quant aux espèces que je n'ai pas observées en dehors de ces hautes buttes, leur nombre est considérable.

Je citerai les espèces suivantes :

Equisetum silvaticum
Lycopodium inundatum
L. clavatum
Pilularia globulifera
Polypodium Dryopteris
Polystichum Oreopteris
Osmunda regalis
Potamogeton polygonifolius
P. trichoides
Briza minor
Nardus stricta
Rhynchospora alba
Scirpus fluitans
S. cespitosus
Heleocharis multicaulis
Carex echinata
C. strigosa
C. lævigata
Juncus capitatus
J. squarrosus
J. Tenageia
Maianthemum bifolium
Myrica Gale
Stellaria uliginosa
Ranunculus hederaceus
Montia rivularis
M. minor
Cardamine silvatica
Drosera intermedia
Sedum Cepæa
Agrimonia odorata
Ulex nanus
Genista pilosa
Oxalis Acetosella
Helodes palustris
Myriophyllum alterniflorum
Carum verticillatum
Helosciadium inundatum
Pirola minor
Erica Tetralix
Vaccinium Myrtillus
Lysimachia nemorum
Primula vulgaris
Cicendia filiformis
Scutellaria minor
Pedicularis silvatica
Utricularia neglecta
Litorella lacustris
Galium saxatile
Anthemis nobilis

auxquelles il faut joindre les Muscinées de la liste ci-dessous.

Riccia bifurca
Blasia pusilla
Lophozia incisa
Gymnocolea inflata
Coleochila anomala
Cephalozia Francisci
Odontoschima Sphagni
Pleuroschisma trilobatum
Blepharostoma trichophyllum
Lepidozia setacea
L. silvatica
Trichocolea tomentella

Scapania irrigua
Sphagnum (toutes les espèces)
Ditrichum homomallum
Dicranum spurium
D. flagellare
Campylopus brevipilus
Trichostomum brachydontium
Rhacomitrium aciculare
Rhacomitrium hypnoides
Funaria obtusa
Bryum intermedium
B. pallens
Philonotis cespitosa
Ph. fontana
Webera sessilis
Buxbaumia aphylla
Pogonatum aloides
P. urnigerum
Polytrichum commune
P. strictum
Pterygophyllum lucens
Heterocladium heteropterum
Hygroamblystegium irriguum
Drepanocladus fluitans
Calliergon stramineum
Plagiothecium undulatum
Brachythecium plumosum

Il faut encore ajouter aux espèces spéciales énumérées dans ces deux listes presque toutes les Desmidiées des mares siliceuses et des bruyères spongieuses ainsi que beaucoup d'autres Algues de ces stations.

Enfin, plusieurs espèces, moins étroitement localisées, sont remarquables par leur fréquence plus élevée ou leur abondance plus grande dans ces hautes buttes : *Isopterygium silesiacum, Rhytidiadelphus loreus, Georgia pellucida, Pohlia annotina, Carex leporina, Blechnum Spicant, Athyrium Filix-femina, Polygala serpyllacea, Drosera rotundifolia, Silene gallica, Gnaphalium silvaticum, Centunculus minimus, Digitalis purpurea, Limosella aquatica, Juncus supinus, Peplis Portula, Carex pulicaris, Holcus mollis, Genista anglica, Radiola linoides.*

Dans son ensemble, la végétation de ces hautes buttes est surtout remarquable par le nombre relativement élevé d'éléments atlantiques qu'elle renferme ; c'est là un caractère différentiel très important à noter.

4. — LE VEXIN FRANÇAIS DANS LE BASSIN DE PARIS

Les phytogéographes qui ont étudié des territoires appartenant au Bassin de Paris n'ont pas manqué d'insister sur les difficultés que l'on rencontre à fixer les caractères botaniques de ces territoires.

J. Laurent, en particulier, a souligné ce fait pour les pays de l'Ile-de-France limitrophes de la Champagne crayeuse; « on passe » dit-il « par une série de transitions ménagées d'un *pays* à un autre et même en faisant intervenir les données géologiques, il est à peu près impossible de tracer les limites précises qui séparent par exemple, le Soissonnais du Tardenois ou ce dernier de la Brie champenoise ».

Bien que le Vexin français possède une individualité géographique suffisante pour avoir formé un des « pays » du Bassin de Paris, il serait illusoire de vouloir caractériser, d'une manière absolue, par sa végétation ou sa flore, un tel territoire largement ouvert aux migrations florales.

Situé à la périphérie du Bassin tertiaire parisien, au contact de l'auréole crétacée, le Vexin Français, s'il est bien limité au Nord et à l'Ouest par les plateaux crayeux recouvert de limons du Thelle et du Vexin normand, se distingue mal, par contre, des pays qui le bordent au Sud et à l'Est, pays dont il est séparé par la Seine et l'Oise, mais où l'on retrouve presque tous les mêmes terrains.

Au point de vue floristique, le Vexin normand et le pays de Thelle se différencient du Vexin Français surtout par des caractères négatifs ; en effet, par suite de leur constitution géologique beaucoup plus simple, ces deux pays ont une flore bien moins variée.

Le seul groupement qui soit mieux représenté dans ces deux pays est la Hêtraie avec plusieurs espèces (*Polypodium Phegopteris*, *Dentaria bulbifera*, *Corydallis solida*) qui manquent au Vexin français : par contre, la plupart des groupements et des espèces des hautes buttes tertiaires sont absentes de ces deux pays, mais se retrouvent dans le Bray, établissant des affinités remarquables entre ce dernier pays et le Vexin français.

Les côtes crayeuses de la vallée de la Seine qui s'étendent depuis l'embouchure de la Mauldre jusqu'à la mer, constituent un ensemble bien individualisé par la présence de plusieurs espèces qui manquent dans le Bassin tertiaire pour réapparaître dans la partie orientale et méridionale du Bassin de Paris, sur la craie ou les calcaires jurassiques. Je citerai, en particulier, le *Thlaspi montanum* dont la localité de la Roche Guyon est séparée des localités orientales les plus proches par plus de 200 km., l'*Iberis intermedia* qui, à Duclair, est à plus de 300 km. de ses localités bourguignonnes, le *Genista prostrata*, qui ne se retrouve plus à l'Est de Vigny qu'en Champagne crayeuse, l'*Astragalus monspessulanus* qui, à sa limite septentrionale sur ces côtes de Seine, ne réapparait vers le sud, qu'en Indre-et-Loire à près de 250 km. *Melica ciliata*, *Stipa pennata*, *Orobanche* *major*, *Arabis arenosa* sont encore des espèces particulières à ces côteaux et à aire disjointe.

La flore des hautes buttes tertiaires se retrouve dans les hautes buttes de l'Ile-de-France (Montmorency, Hallatte, Villers-Cotterets, Montgé, Carnelle, Cormeilles), au sud de la Seine (Marly, les Alluets, Rambouillet) et dans la partie occidentale de la Brie ; j'ai déjà signalé par ailleurs les affinités que cette flore permet d'établir avec le pays de Bray.

Je ne m'étendrai pas plus longuement sur ces considérations géographiques qui seront développées comme elles le méritent dans un travail ultérieur.

Je me bornerai à citer ici les espèces dont la fréquence ou la rareté relatives dans le Vexin français, par rapport à leur dispersion générale dans la «région » parisienne des Flores classiques, permettent de signaler ce petit territoire par quelques traits floristiques.

C'est ainsi qu'il faut remarquer la grande rareté des *Antitrichia curtipendula*, *Pterogonium ornithopodioides*, *Narcissus Pseudo-Narcissus*, *Scilla bifolia*, *Veronica spicata*, *Aceras anthropophora*. *Ranunculus nemorosus*, *Silene nutans*, *Pulicaria vulgaris*, *Orobanche Rapum*, *Sium latifolium*, *Inula salicina*, *Cucubalus bacciferus*, et l'absence probable des *Chrysosplenium*, *Ornithogalum pyrenaicum* ; *Carex humilis*, *C. depauperata*, *Cicendia pusilla*.

Parmi les espèces qui ont ici une fréquence relativement élevée par rapport à leur fréquence générale dans la « région » parisienne, je nommerai : *Mesophylla nigrella*, *Trichocolea tomentella*, *Sphagnum fimbriatum*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Blechnum Spicant*, *Osmunda regalis*, *Sesleria cærulea*, *Carex pendula*, *C. lævigata*, *Iris fœtidissima*. *Polygala calcarea*, *Ononis Columnæ*, *Seseli Libanotis*, *Vaccinium Myrtillus*, *Cirsium oleraceum*, *C. eriophorum*, *Gentiana germanica*, *Verbascum nigrum*, *Erica Tetralix*, *Anthemis nobilis*, *Linosyris vulgaris*.

Enfin, la plupart des localités parisiennes des espèces suivantes appartiennent au Vexin français : *Herminium Monorchis*, *Actæa spicata*, *Aconitum Napellus*, *Geum rivale*, *Melica ciliata*, *Astragalus monspessulanus*, *Genista prostrata*.

CONCLUSIONS

1. — Par suite de sa grande diversité édaphique et de sa position géographique à la limite du Domaine des plaines de l'Europe nord-occidentale et du Domaine des basses montagnes de l'Europe centrale, le Vexin français renferme sur une superficie relativement faible, la plupart des associations reconnues dans l'Europe occidentale, associations maritimes et associations des hautes montagnes exceptées.

2. — L'individualité phytogéographique du Vexin français apparaît, dans le Bassin de Paris, comme peu accentuée ; les caractères différentiels qui s'observent par rapport aux territoires limitrophes ne sont bien marqués que vis-à-vis des « pays » crayeux qui le limitent au Nord et à l'Ouest.

3. — Malgré les transformations profondes imposées à la végétation primitive par l'influence séculaire de l'Homme, il a été possible, en général, de retrouver les associations primitives dans la mosaïque des groupements dégradés et fragmentaires qui constituent la végétation actuelle.

4. — La création par l'Homme de stations artificielles où se trouvent réalisées des conditions écologiques semblables à celles des stations naturelles, a permis l'installation ou le maintien de plusieurs groupements possédant tous les caractères des associations primitives.

5. — Par son industrie et son agriculture, l'Homme a déterminé, sans le vouloir, l'édification de groupements hautement individualisés, ayant tous les attributs des associations naturelles ; les groupements rudéraux eux-mêmes, pour instables qu'ils paraissent, ont acquis progressivement une homogénéité et une individualité remarquables.

6. — L'incessante introduction d'espèces étrangères dont quelques unes se naturalisent rapidement, compense largement l'appauvrissement floristique du Bassin de Paris en espèces autochtones, appauvrissement consécutif à la destruction ou à la transformation des stations naturelles. De ce que les localités classiques ne possèdent plus toutes les espèces indiquées par les anciens auteurs, il ne faut pas induire, d'ailleurs, que cet appauvrissement soit considérable ; en effet, ces espèces se retrouvent très souvent en abondance dans des localités moins connues, négligées par la routine des botanistes herborisants.

7. — Lorsque l'influence de l'Homme cesse de s'exercer en un point donné, les groupements végétaux se reconstituent rarement dans leur forme primitive. A cet égard, il faut signaler l'indépendance remarquable que manifestent certains groupements cryptogamiques vis-à-vis de cette influence.

8. — Les associations silvatiques mésophiles qui sont, dans le climat atlantique, l'aboutissement normal des grandes séries de groupements naturels, ont été, le plus souvent, détruites, dégradées ou artificiellement reconstituées ; ce sont, dans la plupart des cas, les facteurs édaphiques ou biotiques qui déterminent les stades finaux de ces séries.

9. — Au point de vue méthodique enfin, les procédés d'investigation phytogéographique adoptés dans ce Mémoire et basés essentiellement sur l'analyse floristique différentielle et comparative, m'a permis de distinguer les groupements végétaux et de dégager leur valeur relative ; d'autre part, l'application du principe dynamique à l'étude de ces groupements m'a donné la possibilité de reconstituer pour la plupart d'entre eux et sans recours hypothétique, leur développement et leur enchainement évolutif.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

[1] **Adamson** (R. S.). — An ecological Study of a Cambridgeshire Woodland (*Linn. Soc. Journ. Bot.*, **XI**, 1912).

— and Tansley, voir Tansley.

[2] **Allorge** (A. P.). — Essai de Géographie botanique des hauteurs de l'Hautie et de leurs dépendances (*Rev. Gen. Bot.*, **XXV**, 1913).

[3] — Contribution à l'étude floristique du Vexin français (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LV**, 1913).

[4] — Sur la flore bryologique du Vexin français, 1re note (*ibid.*, **LXIV**, 1917).

[5] — Note sur quelques plantes intéressantes du Vexin français (*ibid.*, **LXIV**, 1917).

[6] — Sur la flore bryologique du Vexin français, 2e note (*ibid.*, **LXV**, 1918).

[7] — Sur deux *Sphagnum* nouveaux pour la flore parisienne : *S. laricinum* R. Spruce et *S. Warnstorfii* Russ. (*ibid.*, **LXVI**, 1919).

[8] — Contribution à l'étude de la flore normande (*Bull. Soc. lin. Norm.*, 7e série, **3**, 1920).

[9] — Contribution à la flore des Desmidiées de France (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **LXVIII**, 1921).

[10] **Angot** (A.). — Etudes sur le climat de la France (*Ann. Bur. Cent. Météor. Fr., passim*, depuis 1897).

[11] **Bedel** (L.). — Plantes rares ou peu communes rencontrées aux environs de Vernon et de Pacy-sur-Eure. (*Bull. Soc. Lin. Norm.*, 6e Série, **10.**, 1917).

[12] **Belèze** (M.). — Catalogue des plantes nouvelles, rares ou intéressantes.... des environs de Montfort-l'Amaury et de la forêt de Rambouillet. Le Mans, 1905.

[13] — Le *Goodyera repens* dans la région parisienne. (*Ass. fr. Av. Sc.*, 41e Session, Nimes, 1912).

[**14**] **Belgrand** (E.). — Histoire générale de Paris. La Seine. Le Bassin parisien aux âges anté-historiques. Paris, 1869.

[**15**] — La Seine. Etudes hydrologiques. Paris, 1872.

[**16**] **Benoist** (J.). — Essai de florule de Pithiviers (Loiret) et des environs. Le Mans, 1910.

Bescherelle, voir Roze et Bescherelle.

[**17**] **Bimont** (G.). — Localités nouvelles pour la flore parisienne de plantes rares ou peu communes. *(Bull. Soc. Nat. parisiens*, 1913, n° 10).

[**18**] **Bonnier** (G.). — Sur quelques plantes annuelles ou bisannuelles qui peuvent devenir vivaces aux hautes altitudes. *(Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXXI**, 1884).

[**19**] — Localités de plantes de la région parisienne non signalées dans la flore des environs de Paris et quelques espèces nouvelles pour cette région. *(Ibid*, **XXXIII**, 1886).

[**20**] — Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes et cultures par semis. *(Rev. gén. Bot.*, **XXXII**, 1920).

[**21**] **Boudier** et **Camus** (E. G.). — Liste des plantes recueillies dans la vallée du Sausseron. *(Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXXIX**, 1892).

[**22**] **Bouteille** (abbé). — Lettre à M. Passy, sur l'Ergot des Glumacées et sur quelques plantes de Magny-en-Vexin (S.-et-O.), *(Bull. Soc. bot. Fr.*, **III**, 1856).

[**23**] — Lettre à M. Goubert sur quelques plantes critiques de Magny-en-Vexin *(ibid.*, **VI**, 1859).

[**24**] — Lettre à M. de Schœnefeld sur quelques plantes de Magny-en-Vexin *(ibid.*, **XI**, 1864).

[**25**] **Boye-Petersen** (J.). — Studier over danske aerofile Alger *(Acad. roy. Sc. et Lettres de Danemark*, **XII**, 7, 1915).

[**26**] **Braun-Blanquet** (J.). — Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-lepontischen Alpen *(Deutsch. Schweiz. Naturf. Ges.*, **XLVIII**, 1913).

[**27**] — Les Cévennes méridionales. Etude phytogéographique *(Arch. Sc. phys. et nat.*, Genève, **XXXIX**, 1915).

[**28**] — Eine Pflanzengeographische Exkursion durch Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark *(Beitr. zur geobot. Landesaufnahme*, **IV**, Zürich, 1918).

[**28**bis] — *Schedæ ad floram rhæticam* II., Chur, 1919.

[**29**] — Essai sur les notions d' « élément » et de « territoire » phytogéographiques (*Arch. Sc. phys. et nat.*, Genève, 1919).

[**30**] — et **Furrer** (E.). — Sur l'étude des associations (*Bull. Soc. langued. Géogr.*, **XXXVI**, 1913).

[**31**] **Brenchley** (W. E.) — The Weeds of arable Land in relation to the Soil on which they grow. (*Ann. of Bot.*, **XXV**, **XXVI**, **XXVII**, 1911-13).

[**32**] **Brisout de Barneville** (L.). — Catalogue des plantes phanérogames rares ou peu communes dans la circonscription de la flore parisienne, trouvées à Saint-Germain-en-Laye ou aux environs. (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XV**, 1868).

[**33**] — Nouveau supplément au Catalogue précédent (*ibid.*, **XVI**, 1869).

[**34**] — Complément au même Catalogue (*ibid.*, **XIX**, 1872).

[**35**] — Note sur quelques plantes phanérogames... trouvées aux env. de Saint-Germain-en-Laye (*ibid.*, **XIX**, 1872).

[**36**] — Nouvelle note sur le même sujet (*ibid.*, **XXI**, 1874)

[**37**] — Troisième note sur le même sujet (*ibid.*, **XXII**, 1875).

[**38**] — Quatrième note sur quelques plantes phanérogames, etc.... (*ibid.*, **XXIII**, 1876).

[**39**] — Lettre à M. Chatin sur quelques plantes intéressantes des environs de Saint-Germain-en-Laye (*ibid.*, **XXIX**, 1882).

[**40**] — Lettre au même sur le même sujet (*ibid.*, **XXX**, 1883).

[**41**] **Brockmann-Jerosch** (H.). — Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften, Leipzig, 1907.

[**42**] — und **Rübel** (E.). — Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten (*Engler's bot. Jahrb.*, **XLIX**, 1913).

[**43**] **Cambry**. — Description du département de l'Oise, Beauvais, 1803.

[**44**] **Camus** (E. G.). — Sur une herborisation à Chambly (Oise) (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXXII**, 1885).

[**45**] — Florule de l'Isle-Adam (S.-et-O.) (*ibid.*, **XXXIII**, 1886).

[**46**] — Herborisation à Marines (S.-et-O. (*ibid.*, **XXXIII**, 1886).

[**47**] — Herborisation à Champagne-Grainval (S.-et-O.) (*ibid.*, **XXXIV**, 1887).

[48] — Stations nouvelles de plantes rares ou critiques de la flore parisienne (*ibid.*, **XLIII**, 1896).

[49] — et **Duval**, (Cl.). — Herborisation à Saint-Lubin (S.-et-O.) (*ibid.*, **XXXV**, 1888).

[50] **Camus** (F.). — Glanures bryologiques dans la flore parisienne (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXXVIII**, 1891).

[51] — Nouvelles glanures bryologiques dans la flore parisienne (*ibid.*, **XL**, 1893).

[52] — Glanures bryologiques dans la flore parisienne (*ibid.*, **XLII**, 1895).

[53] — Quelques raretés de la flore bryologique française (*Rev. bryol.*, 1902).

[54] — Catalogue des Sphaignes de la flore parisienne (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **L**, 1903).

[54bis] — et **Charrier** (J.). — Etude préliminaire sur les Muscinées de la Vendée (*ibid.*, **LVIII**, 1911).

[54ter] — Sur la présence d'une Mousse maritime, l'*Ulota phyllantha* Brid., à Meudon (S.-et-O.) et remarques sur la distribution en France de cette plante (*ibid.*, **LVIII**, 1911).

[55] **de Candolle** (A.). — Géographie botanique raisonnée. Paris, 1855.

[56] **Cassan** (A). — Statistique de l'arrondissement de Mantes. Mantes, 1833.

[57] **Cépède** (C.). — Matériaux pour la flore limnobiologique du Parc de Versailles (*Bull. et Mém. Soc. Sc. Seine-et-Oise*, Série II, Tome I, 1919).

[58] **Champagne** (E.). — Essai de Géographie botanique des confins du Soissonnais, du Tardenois et de la région rémoise (*Rev. gén. Bot.*, **XXVI**, 1914).

[59] **Chatin** (Ad.) — Observations sur une colonie de plantes montagnardes à la Roche-Guyon (S. et-O.) (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **VII**, 1860).

[60] — Sur les plantes des vieux châteaux (*ibid.*, **VIII**, 1861).

[61] — Les plantes montagnardes de la flore parisienne (*ibid.*, **XXXIV**, 1887).

[61bis] **Chermezon** (H.). — Aperçu sur la végétation du littoral asturien (*Bull. Soc. lin. Norm.*, 7e série, **3**, 1920).

[62] **Chevallier** (F. F.). — Flore générale des environs de Paris, 1827).

[63] **Chodat** (R.). — Les dunes lacustres de Sciez et les garides (*Bull. Soc. bot. suisse*, **XII**, 1902).

[64] **Clements** (F.-E.). — The Development and Structure of Vegetation (*Bot. Survey of Nebraska*, **VII**, Lincoln, 1904).

[65] — Research Methods in Ecology, Lincoln, 1905.

[66] — Plant Succession. An Analysis of the Developpement of Vegetation (*Carnegie Inst. of Washington*, **242**, 1916).

[66bis] **Contejean** (Ch.). — Géographie botanique. Influence du terrain sur la végétation. Paris 1881.

[67] **Coppey** (A.). — Rapport sur les Muscinées recueillies au cours des excursions de la Société durant la Session extraordinaire d'août 1908 (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LV**, 1908).

[68] **Corbière** (L.). — Nouvelle Flore de Normandie, Caen, 1893.

[69] — Additions et rectifications à la Nouvelle Flore de Normandie (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, 4e Série, **9**, 1895).

[70] — Deuxième supplément à la Nouvelle Flore de Normandie (*ibid.*, 4e Série, **11**, 1897).

[71] **Cosson** (E.). — Notes sur quelques plantes critiques et Addition à la Flore des environs de Paris. Paris, 1848-1851.

[72] — et **Germain de St-Pierre**. — Observations sur quelques plantes critiques des environs de Paris, Paris, 1840.

[73] — **Germain de St-Pierre** et **Weddell**. — Introduction à une Flore analytique et descriptive des environs de Paris, suivie d'un Catalogue raisonné des plantes vasculaires de cette région, Paris, 1842.

[74] — et **Germain de St-Pierre.** — Supplément au Catalogue raisonné des plantes vasculaires des environs de Paris. Paris, 1843.

[75] — et **Germain de St-Pierre.** — Flore analytique et descriptive des environs de Paris. 1re édit. Paris, 1845.

[76] — et **Germain de St-Pierre**. — Flore des environs de Paris. 2me éd., Paris, 1861.

[77] **Coste** (H.). — Flore descriptive et illustrée de la France, Paris, 1901-1906.

[78] **Cowles** (H. Ch.). — The physiographic Ecology of Chicago and vicinity : a Study of the Origin, Development and Classification of Plant Societies (*Bot. Gaz.*, **XXXI**, 1901).

[79] — The Causes of vegetative Cycles (*ibid.*, **LI**, 1911).

[80] **Crampton** (C. B.). — The Vegetation of Caithness considered in relation to the Geology (*Survey and Study of brit. Vegetation*, 1911).

[**81**] **Debeaupuis** (M.). — Esquisse de la Géographie botanique de la forêt de Compiègne (*Rev. gén. Bot.*, **XXIV**, 1912).

[**82**] **Denis** (M.). — Contribution à la flore algologique des environs de Paris. A. Desmidiées des mares de Fontainebleau (*Ass. Fr. Av. Sc.*, 44e session, Strasbourg, 1920).

[**83**] **de Dienne**. — Histoire du desséchement des lacs et marais en France avant 1789, Paris, 1891.

[**84**] **Dismier** (G.). — Contribution à la flore bryologique des environs de Paris. 1re partie (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XLII**, 1895)

[**85**] — id., 2e partie (*ibid.*, **XLIII**, 1896).

[**86**] — id., 3e partie (*ibid.*, **XLIV**, 1897).

[**87**] — Le *Frullania fragilifolia* aux environs de Paris ; étude sur sa distribution géographique en France (*Rev. bryol.*, 1902).

[**88**] — Flore bryologique du bois de la Grange (S.-et-O.) (*C. R. Congrès Soc. Sav.*, en 1901, Paris, 1902).

[**89**] — Muscinées nouvelles, rares ou peu connues pour la flore parisienne (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LI**, 1904).

[**90**] — Revision des *Philonotis* de la région parisienne (*ibid.*, **LIV**, 1907).

[**91**] — Sur le *Seligeria Doniana* C. Müller aux environs de Paris (*ibid.*, **LVII**, 1910).

[**92**] — Trois Muscinées nouvelles pour la région parisienne (*Platygyrium repens* Br. eur., *Lliochlæna lanceolata* Nees et *Jamesoniella autumnalis* (D.C.) Steph. (*Ibid.*, **LXVI**, 1919).

[**93**] **Douin** (Ch.). — Muscinées d'Eure-et-Loir (*Mém. Soc. nat. Sc. nat. et math.*, Cherbourg, **XXXV**, 1905-1906).

[**94**] **Drude** (O.). — Die Ökologie der Pflanzen. Die Wissenchaft, **50** Braunschweig, 1913.

[**95**] **Durand** (G.) et **Charrier** (J.). — Rapport sur les excursions de la Société botanique de France en Vendée (Jn 1911) (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LVIII**, 1911).

[**96**] **Du Rietz** (C. E.), **Fries** (Th. C. E.) und **Tengwall** (T. A.). — Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie (*Svensk Bot. Tidskr.*, **XII**, 1918).

[**97**] **Du Rietz** (C. E.), **Fries** (Th. C. E.), **Osvald** (H.) und **Tengwall** (T. A.). — Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften (*Meddel. fran Abisko Naturvet. Station*, **3**, Uppsala et Stockholm, 1920).

[**98**] **Evrard** (F.). — Les Faciès végétaux du Gâtinais français et leurs rapports avec ceux du bassin de Paris dans la région de Fontainebleau. (*Thèse Fac. Sc. Paris*, 1915).

[**99**] **Farrow** (E. P.). — On the Ecology of the Vegetation of Breckland (*Journ. of. Ecol.*, **III-IV**, 1915-1919).

[**99**^{bis}] **Fedtchenko** (B. A.). — Predvaritêlni otchet o botanitcheskikh izslêdovaniakh v Sibiri i v Turkestanê v 1911 g. [Rapport préliminaire sur les recherches botaniques faites en 1911, en Sibérie et au Turkestan] S^{t}-Pétersbourg, 1912.

[**100**] **Flahault** (Ch.). — Projet de Nomenclature phytogéographique. *Congrès Intern. Bot. Paris*, 1900.

[**101**] — La flore et la végétation de la France, *in* Coste, H , Flore de France, Paris, 1901.

[**102**] — Les progrès de la Géographie botanique depuis 1884, son état actuel, ses problèmes (*Progr. rei. bot.*, 1907).

[**103**] — et **Schröter** (C.). — Nomenclature phytogéographique. Rapports et propositions (*III^{e} Congrès intern. Bot. Bruxelles*, Zürich, 1910).

[**104**] **Flerov** (A. F.) — O botaniko-topografitcheskikh izslêdovaniakh v Okskom basseïnê v 1905 godou [Recherches botanico-topographiques sur le Bassin de l'Oka en 1904] (*Bull. Jard. imp. bot. St-Pétersbourg*, **VI**, 5-6, 1906).

[**105**] — K florê doliny rêki Dona [Contribution à la flore de la vallée du Don] (*Ibid.*, **IX**, 1. 1909).

[**106**] **Franchet** (A.). — Flore de Loir-et-Cher, Blois, 1885.

[**107**] **Fritsch** (F. E.). — Algological Notes. III. Preliminary Report on the Phytoplankton of the Thames (*Ann. of Bot.*, **XVI**, 1902).

[**108**] — Further Observations on the Phytoplankton of the River Thames (*Ibid.*, **XVII**, 1903).

[**109**] — et **Parker** (W.). — The Heath Association on Hindhead Common (*The New Phytologist*, **XII**, 1913).

[**110**] **Früh** (J.) und **Schröter** (C.). — Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage (*Beitr. zur Geol. der Schweiz, geotech. Serie*, **3**, Zürich, 1904).

[**111**] **Gagnepain** (F.). — Végétation calamicole et murale des environs de Cercy-la-Tour (Nièvre) (*Bull. Soc. Hist. natur. Autun*, **X**, 1897).

[**112**] **Gadeceau** (E.). — Le Lac de Grand-Lieu. Nantes, 1909.

[**113**] **Gallemaerts** (V.). — Sur les Phanérogames épiphytes de la partie

poldérienne du Veurne-Ambacht et des bords de l'Escaut aux environs de Tamise (*Rec. Instit. bot. Bruxelles*, **VIII**, 1908).

[**114**] **Gallois** (L.). — Régions naturelles et noms de pays, Paris, 1908.

[**115**] **Gams** (H.). — Prinzipienfragen der Vegetationsforschung (*Vierteljahrssch. Naturf. Ges. in Zürich*, **LXIII**, 1918).

[**116**] **Gaume** (R.). — Contribution à l'étude de la flore de la Brie (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LXVII**, 1920).

[**117**] **Geilinger** (G.). Die Grignagruppe am Comersee (*Mitt. aus dem bot. Museum der Univ. Zürich*, **XLI**, Dresde, 1908).

[**118**] **Gèze** (J.-B.).—Définitions phytogéographiques de quelques stations hygrophiles (*Ass. Fr. Avanc. Sc.*, 41ᵉ Session, Nimes, 1912).

[**119**] **Gillot** (X.). — Rapport sur les herborisations faites par la Société, les 13 et 14 juin 1882, à Santenay, Nolay, Bligny-sur-Ouche, Bouilland et Beaune (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXIX**, 1882).

[**120**] — Influence de la constitution minéralogique des roches sur la végétation. Colonies végétales héterotopiques (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XLI**, 1894, Session extraord. en Suisse).

[**121**] **Gola** (G.). — Saggio di una teoria dell'edafismo (*Ann. di Bot.*, **VIII**, 1910.

[**122**] — La vegetazione dell'Apennino piemontese (*Ibid.*, **X**, 1912).

[**123**] **Goubert** (E.). — Sur quelques plantes des environs de Magny-en-Vexin (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **VI**, 1859).

[**124**] **Gräbner** (P.). — Die Heide Norddeutschlands (*Die Vegetation der Erde*, Leipzig, 1901).

[**125**] **Graves** (L.). — Catalogue des plantes observées dans l'étendue du département de l'Oise. Beauvais, 1857.

[**126**] **Guinier** (Ph.). — Le Roc de Chère. Etude phytogéographique (*Rev. savois.*, 1906-1907).

[**127**] — et **Maire** (R.). — Rapport sur les excursions de la Société botanique de France en Lorraine (juillet-août 1908). Spermaphytes, Ptéridophytes, Champignons (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LV**, 1908).

[**128**] **Hamshaw-Thomas** (H.). — The Vegetation of the Island of Gothland. Sketches of Vegetation at home and abroad, VII (*The New Phytologist*, **X**, 1914).

[**129**] **Hardy** (M.). — Esquisse de la Géographie et de la Végétation des Highlands d'Ecosse (*Thèse Univ. Paris*, 1905).

[**130**] **Hemmendorf** (E.). — Om Olands vegetation. Nagra utvecklingshistorika bidrag (*Akad. Athand.* Uppsala, 1897).

[**131**] **Henry** (E.). — Les sols forestiers. Nancy, 1908.

[**132**] **Hesselman** (H.). — Zur Kenntniss der Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen (*Beih. Bot. Centr*, **XVII**, 1904).

[**133**] — Studier over salpeterbildningen i naturliga jordmaner och dess betydelse i vaxtekologisk auseende [Etudes sur la nitrification dans les sols naturels et son importance au point de vue phytécologique] (*Meddel. fran Statens Skogsförsokanstalt*, B-**14**, 1917).

[**134**] **Hillier** (L.). — Promenades bryologiques dans les Monts-Jura. Essai sur les associations bryologiques jurassiennes (*Bull. Soc. Hist. Nat. Doubs*, 1913).

[**134**^{bis}] **Höck** (F.). — Begleitpflanzen der Buche (*Bot. Centralbl.*, **LII**, 1892).

[**135**] **Hoschedé** (J.-P.). — Catalogue des plantes adventices des environs de Vernon, les Andelys (Eure) et la Roche-Guyon (S.-et-O.) (*Feuille des Jeunes Nat.*, **368**, 1901).

[**136**] — Notes sur quelques hybrides trouvés aux environs de Vernon, les Andelys (Eure) et la Roche-Guyon (S.-et-O.) (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XLIII**, 1901).

— et Toussaint, voir Toussaint.

[**137**] **Humbert** (H.). — La végétation du bassin inférieur de la Mauldre (S.-et-O.) (*Rev. gén. Bot.*, **XXII**, 1910).

[**138**] **Jaccard** (P.). — Lois de la distribution florale dans la zone alpine (*Bull. Soc. vaud. Sc. Nat.*, **XXXVIII**, 1902).

[**139**] — Nouvelles recherches sur la distribution florale (*ibid* , **XLIV**, 1908).

[**140**] — Etude comparative de la distribution florale dans quelques formations terrestres et aquatiques (*Rev. Gén. Bot.* **XXVI**, 1914).

[**141**] **Jeanpert** (Ed.). — Distribution des végétaux de la flore parisienne (*C. R. Cong. Soc. Sav.* 1898).

[**142**] — Localités nouvelles de Mousses des environs de Paris (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXXVIII**, 1891).

[**143**] — Quelques localités de Mousses des environs de Paris et une Hépatique nouvelle pour cette région (*ibid.* **XXXIX**, 1892).

[**144**] — Mousses des environs de Paris (*Rev. bryol.*, 1893-1894).

[**145**] — Vade-mecum du botaniste dans la région parisienne, Paris, 1911.

[**146**] — Nouvelles localités de plantes parisiennes (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LXIII**, 1916).

[**147**] — Localités nouvelles de plantes parisiennes (*ibid.*, **LXVI**, 1919.

[**148**] — Nouvelles localités de plantes parisiennes (*ibid.*, **LXVIII**, 1920).

[**149**] **Khitrovo** (V.). — O parousnosti zatchatkov polevykh sorniakov razlitchnykh gorizontov [sur la voilure des organes de propagation des plantes messicoles de niveaux différents] (*Troudy Biouro po prikladnoï botanikê*, **V**, 1912).

[**150**] **Kirchner** (O.), **Löw** (Et.) und **Schröter** (C.). — Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1904.

— und Schröter, voir Schröter.

[**151**] **Kofoid** (C. A.). — The Plankton of the Illinois River (*Bull. Illinois State Lab.*, *Urbana Illinois*, **XIII**, 1908).

[**152**] **Kosinski** (K. K.). — K florê kostromskoi goubernii [Contribution à la flore du gouvernement de Kostroma] (*Bull. Jard. imp. bot. St-Pétersb.*, **XIII**, 5-6, 1913).

[**153**] **Kracheninnikov** (J.). — Iz nablioudeni nad formatsiami lêsa i stepi v Tchelabinskom ouêzdê v 1910g. [Observations sur les formations silvatiques et steppiques du district de Tchelabinsk en 1910] (*Bull. Jard. imp. bot. St-Pétersb.*, **XII**, 1912).

[**154**] **Krause** (G.). — Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena, 1911.

[**155**] **Labussière** (G.). — Sur les causes de variation de la végétation dans une région limitée près des Andelys (*Dipl. Et. sup. Fac. Sci. Paris*, 1909).

[**155**^{bis}] **Lagerberg** (T.). — Markflorans analys pa objectiv grund (*Skogsvards för. Tidskr.*, 1916).

[**156**] **Lamarlière** (Géneau de). — Excursion bryologique dans le Bas-Boulonnais (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XLI**, 1894).

[**157**] — Flore hygrophile de la Marne. La vallée de la Vesle (*Bull. Soc. d'études Sc. nat. de Reims*, **VIII**, 1899).

[**157**^{bis}] — Flore xérophile de la Marne. Le Soissonnais (*ibid.*, **IX**, 1900).

[**157**^{ter}] — Flore hygrophile et xérophile de la Marne. La Montagne de Reims (*ibid.*, **X**, 1901).

[**158**] **Langeron** (M.). — Muscinées de la Côte-d'Or (*Rev. bourg. de l'Ens. sup.*, **8**, 1898).

[**159**] — Premier supplément au catalogue des Muscinées de la Côte-d'Or et Note préliminaire sur le rôle des acides humiques dans la dispersion des Muscinées (*ibid.*, **10**, 1909).

[**160**] — Note sur le rôle phytostatique et la floculation naturelle des eaux limoneuses (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XLIX**, 1902).

[**161**] **Laurent** (J.). — La végétation de la Champagne crayeuse. Etude de Géographie botanique, Paris, 1921.

[**162**] **Lecoq** (H.). — Géographie botanique de l'Europe, Paris, 1854-58.

[**163**] **Lemoine** (P.) — Géologie du Bassin de Paris, Paris, 1911.

[**164**] **Lloyd** (J.). — Flore de l'Ouest de la France, 5^e^ éd., par E. Gadeceau, Nantes, 1898.

[**165**] **Litardière** (R. de). — La flore de la station biologique de Mauroc (Vienne) (*Rev. Gén. Bot.*, **XXV**bis, 1914).

[**166**] **Lüdi** (W.). — Die Sukzession der Pflanzenvereine (*Mitt. der Naturf. Ges. in Bern*, 1919).

[**167**] **Magnin** (Ant.). — La végétation de la région lyonnaise et de la partie moyenne du Bassin du Rhône. Lyon, 1886.

[**168**] — La végétation des lacs du Jura. Paris, 1904.

[**169**] **Masclef** (A.). — Catalogue raisonné des plantes vasculaires du département du Pas-de-Calais. Arras et Paris, 1886.

[**169**bis] — Herborisation à Meulan et à Triel (*Bull. Ass. élèves et anc. élèves Fac. Sc. Paris,* 1889).

[**170**] **Massart** (J.). — Essai de Géographie botanique des districts alluviaux et littoraux de la Belgique (*Rec. Inst. bot , Bruxelles*, **VII**, 1908).

[**171**] — Esquisse de la Géographie botanique de la Belgique (*ibid.*, **VII**bis, 1910).

[**171**bis] **Mathieu** (A.). — Flore forestière, 4^e^ éd. revue par P. Fliche, Paris, 1897.

[**172**] **Matthews** (J. R.). — The White Moss Loch : a Study in biotic Succession (*The New Phytologist*, **XII**, 1914).

[**172**bis] **Mentz** (A). — Knude Moor, *in* Annual Report of the Association internationale des Botanistes (*Bot. Centrabl.*, 1913).

[**173**] **Mérat** (F. V.). — Nouvelle flore des environs de Paris. 4^e^ éd., Paris, 1836.

[**174**] — Revue de la flore parisienne. Paris, 1843.

[**175**] **Mirande** (R.). — Notes sur quelques Algues du plancton récoltées à la mare aux Pigeons, près Franchard (forêt de Fontainebleau) (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LVIII**, 1911).

[**176**] **Moss** (C. E.). — The fundamental Units of Vegetation (*The New Phytologist*, **IX**, 1910).

[**177**] — Vegetation of the Peak District. Cambridge, 1913.

[**178**] — **Smith** (W. G.) and **Rankin** (W. M.). — Geographical Distribution of Vegetation in Yorkshire (*Geogr. Journal*, 1903).

[**179**] — **Rankin** (W. M.) and **Tansley** (A. G.). — The Woodlands of England (*The New Phytologist*, **IX**, 1910).

[180] **Negri** (G.). — Le unita ecologiche fondamentali in Fitogeografia (*R. Acad. Sci. Torino*, **III**, 1914).

[181] **Niel** (E.). — Catalogue des plantes de l'Eure (*Bull. Soc. Amis Sc. nat., Rouen*, 1888).

[182] **Oliver** (F. W.) and **Tansley** (A. G.). — Methods of surveying Vegetation on a large Scale (*The New Phytologist*, **VII**, 1908).

[183] **Olsen** (C.). — Studier over Epifyt-Mossernes Indvandringsfolge (Succession) paa Barken af vore forskellige Trœr (*Bot. Tidsk.* **XXXIV**, **7**, 1916).

[184] **Ostenfeld** (C.). — The Land-vegetation of the Færœs. (Botany of the Færœs, part III, Copenhagen, Christiania, London, 1901-1908).

[185] **Öttli** (M.). — Beiträge zur Ökologie der Felsflora (*Bot. Exkurs. und Pflanzengeogr. Studien in der Schweiz*, **3**, Zürich, 1905).

[186] **Pallis** (Marietta). — The Structure and History of Plav : the floating Fen of the Delta of the Danube (*Linn. Soc. Journ., Bot.*, **XLIII**, 1916)

[187] **Pavillard** (J.). — Essai de nomenclature phytogéographique (*Bull. Soc. langued. Géogr.*, **XXXV**, 1912).

[188] — Les Progrès de la Nomenclature dans la Géographie botanique (*Ann. Géogr.*, **XXVII**, 1918).

[189] — Remarques sur la nomenclature phytogéographique, Montpellier, 1919.

[189bis] — Espèces et Associations. Essai phytosociologique. Montpelpellier, 1920.

[190] **Pearsall** (W. H.). — The aquatic and marsh Vegetation of Esthwaite Water (*Journ. of Ecol.*, **V**, **VI**, 1917-1918).

[191] — On the Classification of aquatic Plant-communities (*ibid.*, **VI**, 1918).

[192] **Petit** (P.). — Liste des Diatomées observées aux environs de Paris (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXIV**, 1877).

[193] — Liste des Desmidiées observées aux environs de Paris (*ibid.*, **XXIV**, 1877).

[194] — *Spirogyra* des environs de Paris, Paris 1880.

[195] **Pethybridge** (G. H.). and **Præger** (R. Ll). — The Vegetation of the District lying south of Dublin (*Proc. Roy. Irish. Acad.*, **XXV**, 1905).

[196] **Plancouard** (L.). — La Forêt royale d'Artie-en-Vexin délimitée comparativement au XV^{e} siècle et à l'époque actuelle (*Bull. Géogr. hist. et descr.*, 1895).

[197] **Poisson** (J.). — Note sur quelques plantes phanérogames récoltées le 25 Nov. 1876, aux environs de l'Ile-Adam (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **XXIII**, 1876).

[198] **Raunkiaer** (C.). — De danske Blomsterplanters Naturhistorie. I Enkimbladede. Kobenhavn, 1895-1899.

[199] — Planterigets Livsformer og deret Betydning for Geografer. Kobenhavn og Kristiania, 1907).

[200] — Formationsundersogelse og Formationstatistik (*Bot. Tidsk*, **XXX**, 1909).

[200$^{\text{bis}}$] — Fano. *in* Annual Report of the Association internationale des Botanistes, Descriptive Notes (*Bot. Centralbl.*, 1913).

[201] — Measuring apparatus for statistical investigations of plant-formations (*ibid.*, **XXXIII**, 1912).

[202] — Dansk Ekskursions-Flora. 3^{e} Udg., Kobenhavn og Kristiania, 1914.

[203] — Recherches statistiques sur les formations végétales (*Kgl. Danske Vidensk. Selskab Biól. Meddel*, I, **3**, 1919).

[204] — Über das biologische Normalspektrum (*ibid.*, I, **4**, 1918).

[205] **Réaubourg** (G.). — Note sur quelques plantes intéressantes, indigènes ou adventices des environs de Mantes (S.-et-O.) (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **LIV**, 1907).

[206] **Rodin** (H.). — Esquisse de la végétation du département de l'Oise, Beauvais, 1864.

[207] — Statistique du département de l'Oise ou Catalogue des plantes observées dans l'étendue du département de l'Oise par Graves, revisé, annoté et augmenté par H. Rodin (*Bull. Soc. Acad. Archéol. Sc. et Arts du dép^{t} de l'Oise*, Beauvais, 1863-1876).

[207$^{\text{bis}}$] **Ross** (D.). — Account of botanical Excursion around the Environs of Paris. Edinburgh, 1862.

[208] **Rousse** (E.). — Flore de la Roche-Guyon. Paris, 1893.

[209] **Rouy** (G.) (En collaboration avec N. Boulay, E. G. Camus et E. G. Foucaud). — Flore de France. Paris 1893-1913.

[210] **Royer** (Ch.). — Flore de la Côte d'Or. Paris, 1881-1883.

[211] **Roze** (E.) et **Bescherelle** (E.). — Note sur quelques Mousses rares ou nouvelles, récemment trouvées aux environs de Paris. 1re Note. (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **VII**, 1860.

[**212**] — 2^{e} Note (*ibid.*, **VIII**, 1861).

[**212**$^{\text{bis}}$] **Rübel** (E.). — Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes (*Englers Bot. Jahrb.*, **47**, 1912).

[**213**] — Über die Entwicklung der Gesellschafts-Morphologie (*Journ. of Ecol.*, **VIII**, 1920)

[**213**$^{\text{bis}}$] – Die Entwicklung der Pflanzensoziologie (*Viertel-jahrsch. Naturforsch Gesell*, Zürich, **LXV**, 1920).

[**214**] **Salisbury** (E. J.). — The Oak-hornbeam Woods of Hertfordshire (*Journ. of Ecol.*, **IV** et **VI**, 1916 et 1918).

[**215**] — The Ecology of scrub in Hertfordshire : a Study in Colonization (*Trans. Hertfordshire Nat. Hist. Soc.* **XVII**, 1918).

[**216**] **Schimper** (W. A.). — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898.

[**217**] **Schröter** (C.). — Das Pflanzenleben der Alpen-Zürich, 1904-1908.

[**217**$^{\text{bis}}$] — und **Kirchner**. — Die Vegetation des Bodensees, Lindau, 1896-1902.

[**218**] **Siegrist** (R.). — Die Auenwälder der Aare mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flussbegleitenden Pflanzengesellschaften (*Diss Univ. Zürich* et *Jahresbericht der Aargauischen Nat., Ges.*, 1913).

[**219**] **Sion** (J.). — Les paysans de la Normandie orientale. *Thèse Fac. Lettres Paris*, 1908.

[**220**] **Smith** (W. G.). — Botanical Survey of Scotland. Parts III and IV. Forfar and Fife (*Scottish Geogr. Magaz*, **XX-XXI**, 1904-5).

— Moss and Rankin, voir Moss.

[**221**] **Stapledon**. — On the plant Communities of Farm Land. (*Ann. of Bot.*, **XXX**, 1916).

[**222**] **Sukatchev** (V.). — K florê Novo-Gloukhovskago lêsnitchestva, Koupianskago ouêzda, Kharkhovskago goubernii [Contribution à la flore du domaine forestier de Novo-gloukhovski, district de Koupiansk, gouv^{t} de Kharkov] (*Bull. Jard. impér. bot. St-Pétersb.*, **II**, 5, 1902).

[**223**] **Tansley** (A. G.). — Types of British Vegetation. Cambridge, 1911.

[**224**] — The Classification of Vegetation and the Concept of Development (*Journ. of. Ecol.*, **VIII**, 1920).

[**225**] — and **Adamson** (R. S.). — Reconnaissance in the Cotteswolds and the Forest of Dean (*Journ. of. Ecol.*, **I**, 1913).

[**226**] **Tengwall** (T. A.). — Die Vegetation des Sarekgebietes (*Naturw. Unters. des Sarekgebietes in Schwedisch-Lappland*, **III**, 4, Stockholm, 1920).

[**227**] **Thuillier** (J.-L.). — La Flore des environs de Paris. 2ᵉ édit., Paris, 1799.

[**228**] **Thurmann** (J.). — Essai de phytostatique appliquée à la chaîne du Jura et aux contrées voisines, Berne, 1849.

[**228ᵇⁱˢ**] **Tournefort, Pitton.** — Histoire des plantes qui naissent aux environs de Paris, Paris, 1ʳᵉ édit., 1698, 2ᵉ édit., 1725.

[**229**] **Toussaint** (abbé H.) et **Hoschedé** (J. P.). — Flore de Vernon et de la Roche-Guyon (*Bull. Amis. Sc. Nat. Rouen*, 1897).

[**230**] — et **Hoschedé** (J. P.). — Aperçu sur les Muscinées de Vernon et du Vexin (*Bull. Ass. fr. Bot.*, Le Mans, 1898).

[**231**] **Vaillant** (S.). — Botanicon parisiense. Leyde et Amsterdam, 1727.

[**232**] **Vahl** (M.). — Les types biologiques dans quelques formations végétales de la Scandinavie (*Bull. Acad. roy. Sc. et Lettres Danemark*, 1911).

[**233**] **Verhulst** (A.). — Compte-rendu de l'excursion organisée en 1913 dans la région de Virton (*Bull. Soc. roy. Bot. Belgique*, **LII**, 2ᵉ Série, Tome II, 1913-1914).

[**234**] **Verlot** (B.). — Guide du botaniste herborisant. Paris, 3ᵉ éd., 1886.

[**235**] **Vincey** (P.). — L'assainissement de la Seine et les champs d'épandage de la Ville de Paris (*Mém. Soc. Nat. Agr. Fr.*, **CXVII**, 1910).

[**235ᵇⁱˢ**] **Virieux** (J.). — Recherches sur le plancton des lacs du Jura central (*Ann. biol. lac.*, **VIII**, 1916).

[**236**] **Warming** (E.). — Œcology of Plants. Oxford, 1909.

[**237**] — und **Gräbner** (P.). — Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin, 1914-1918.

[**238**] **Watson** (W.). — The Bryophytes and Lichens of calcareous Soils (*Journ. of. Ecol.*, **VI**, 1918).

[**239**] **Wesenberg-Lund** (C. I.). — Plankton Investigations of the Danish Lakes. Copenhagen, 1908.

[**240**] **West** (George). — A comparative Study of the dominant Phanerogamic and higher cryptogamic Flora of aquatic habit, in three Lake Areas of Scotland (*Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **XXV**, 1905).

[**241**] — A further Contribution to a comparative Study of the dominant phanerogamic and higher cryptogamic Flora of aquatic habit in Scottish Lakes (*ibid.*, **XXX**, 1910).

[**242**] **West** (G. S.). — Algae. Vol. I. Cambridge, 1916.

[**243**] — and **West** (W.). — The British freshwater Phytoplankton with special Reference to the Desmid-plankton ant the Distribution of British Desmids (*Proc. Roy. Soc.*, B, **LXXXI**, 1909).

[**244**] **Woodhead** (E. W.). — Ecology of woodland plants in the Neighbourghood of Huddersfield (*Linn. Journ. Soc. Bot.*, **XXXVIII**, 1906).

[**245**] **Yapp** (R. H.). — Wicken Fen. Sketches of Vegetation at home and abroad, IV (*The New Phytologist*, **VII**, 1908).

[**246**] — On Stratification in the Vegetation of a Marsh and its Relations to Evaporation and Temperature (*Ann. of. Bot.*, **XXIII**, 1909).

Erratum

TOME XXXIII

Page 527, ligne 3, au lieu : certaines Rubiacées, lire certaines Rubiacées et Légumineuses.

Page 590, ligne 3 (du bas), avant : et Conjuguées, mettre Chlorophycées.

Page 634, ligne 7 (du bas), au lieu de : *Pleurococcus* lire *Protococcus*.

Page 729, ligne 3, au lieu de : suivant une loi générale à ..., lire suivant une loi générale commune à...

TOME XXXIV

Page 379, ligne 1, au lieu de **Chl**, lire : **Chh** ; même erratum page 524, ligne 14.

Page 426, ligne 6 (du bas), au lieu de XVII lire XIX.

Page 570, dernière ligne (de la note), supprimer ou de Villers-Cotterets.

TABLE DES ARTICLES ORIGINAUX

Les Euphorbiées des Iles Australes d'Afrique (avec trente-deux figures dans le texte), par M. Marcel **Denis**. 1, 96, 171, 214, 287, 346

Revue des travaux de Paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1910-1919. — 1° Partie : Paléozoïque, par M. A. **Carpentier**. 65, 124, 166, 237, 300, 367, 417, 463, 508, 556, 604

Les associations végétales du Vexin français (avec trente huit figures dans le texte seize planches et une carte), par M. Pierre **Allorge**. 71, 134, 178, 251, 311, 376, 425, 471, 519, 563, 612, 676

Contribution à l'étude des poils de la fleur et du fruit d'*Eriodendron anfractuosum* D C. (avec vingt-et-une figures dans le texte), par M. Andreas **Sprecher**. 81, 156

L'Inuline dans les plantes greffées. La greffe Soleil annuel-Topinambour, par M. H. **Colin** 145, 202

Etude des phénomènes secrétoires dans les glandes à lupuline chez le Houblon cultivé (avec une planche double en couleurs), par M. et Mme Fernand **Moreau**. 193

Quelques expériences sur la fertilisation préalable des semences (avec neuf figures dans le texte), par M. **Guillaumin**. . . . 257

Sur le manisme des feuilles des arbres (avec huit figures dans le texte), par M. Fernand **Obaton**. 264

Les lichens vitricoles et la détérioration des vitraux d'église (avec quatre planches et quatre figures dans le texte), par Miss Ethel **Mellor**. 280, 336

Le sporophyte des Marchantiées (avec deux planches et quatre figures dans le texte), par M. Robert **Douin**. 321

Sur le mécanisme du redressement géotropique de la tige des arbres (avec quatre figures dans le texte), par M. Paul **Jaccard**. . . . . .385, 43 , 481, 529

Géotropisme et sensibilité par M. H. **Ricôme**. 399, 442, 489, 538, 589, 660

Recherches sur les Frankéniacés (avec quatre planches et treize figures dans le texte), par M. E. **Surgis** 409, 450, 499

Revue des travaux de Botanique tropicale et subtropicale (1910-1919), par M. P. **Choux** 548, 596, 669

Le développement du *Stigmatea Robertiani* (avec quatre planches et une figure dans le texte), par M. Ch **Killian**. 577

Critique de l'hypothèse des Chondriosomes, (avec une planche), par M. **Kozlowski** 641

TABLE DES NOTES BIBLIOGRAPHIQUES

BATAVA Flora. Afbeelding en beschrijvingder nederlandsche gewassen (406ᵉ-409ᵉ aflevering's-gravenhage 1921). 320

LANGERON Dʳ M. Précis de Microscopie. Technique. Expérimentation. Diagnostic. Troisième édition entièrement refondue, avec 293 figures dans le texte, 1 vol. in. 8°, XV-916 pp. Paris. Masson et Cⁱᵉ, 1921. 384

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS LE TOME TRENTE-QUATRIÈME

PLANCHE 1. *Les Frankéniacées.*
PLANCHE 2. *Les Frankéniacées.*
PLANCHE 3. Niederleinia Juniperoides.
PLANCHE 4. Anthobryum triandrum.
PLANCHE 5. *Les lichens vitricoles.*
PLANCHE 6. *Les lichens vitricoles.*
PLANCHE 7. *Les lichens vitricoles.*
PLANCHE 8. *Les lichens vitricoles.*
PLANCHE 9. *Sécrétion de la Lupuline chez le Houblon cultivé.*
PLANCHE 10. *Sécrétion de la Lupuline chez le Houblon cultivé.*
PLANCHE 11. *Chondriosomes*
PLANCHE 12. *Le sporophyte des Marchantiées.*
PLANCHE 13. *Le sporophyte des Marchantiées.*

Ce tome renferme en outre 105 figures dans le texte.

TABLE DES ARTICLES ORIGINAUX

PAR NOMS D'AUTEURS

Allorge (Pierre). Les associations végétales du Vexin français. 71, 134, 178, 251, 311, 376, 425, 471, 519, 563, 612, 676

Carpentier (A). Revue des travaux de Paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1910-1919. 65, 124, 166, 237, 300, 367, 417, 463, 508, 556, 604

Choux (P). Revue de Botanique tropicale et subtropicale (1910-1919). 548, 596, 669

Colin (H.). L'Inuline dans les plantes greffées. La greffe Soleil annuel-Topinambour. 145, 202

Denis (Marcel). Les Euphorbiées des Iles Australes d'Afrique. 1, 96, 171, 214, 287, 346

Douin (Robert). Le sporophyte des Marchantiées 321

Guillaumin. Quelques expériences sur la fertilisation préalable des semences 257

Jaccard (Paul). Sur le mécanisme du redressement géotropique de la tige des arbres 385, 433, 481, 529

Killian (Ch.). Le développement du *Stigmatea Robertiani* . . 577

Kozlowski. Critique de l'hypothèse des chondriosomes . . . 641

Mellor (Miss Ethel). Les lichens vitricoles et la détérioration des vitraux d'église 280, 336

Moreau (M. et Mme Fernand). Etude des phénomènes sécrétoires dans les glandes à lupuline chez le Houblon cultivé . . . 193

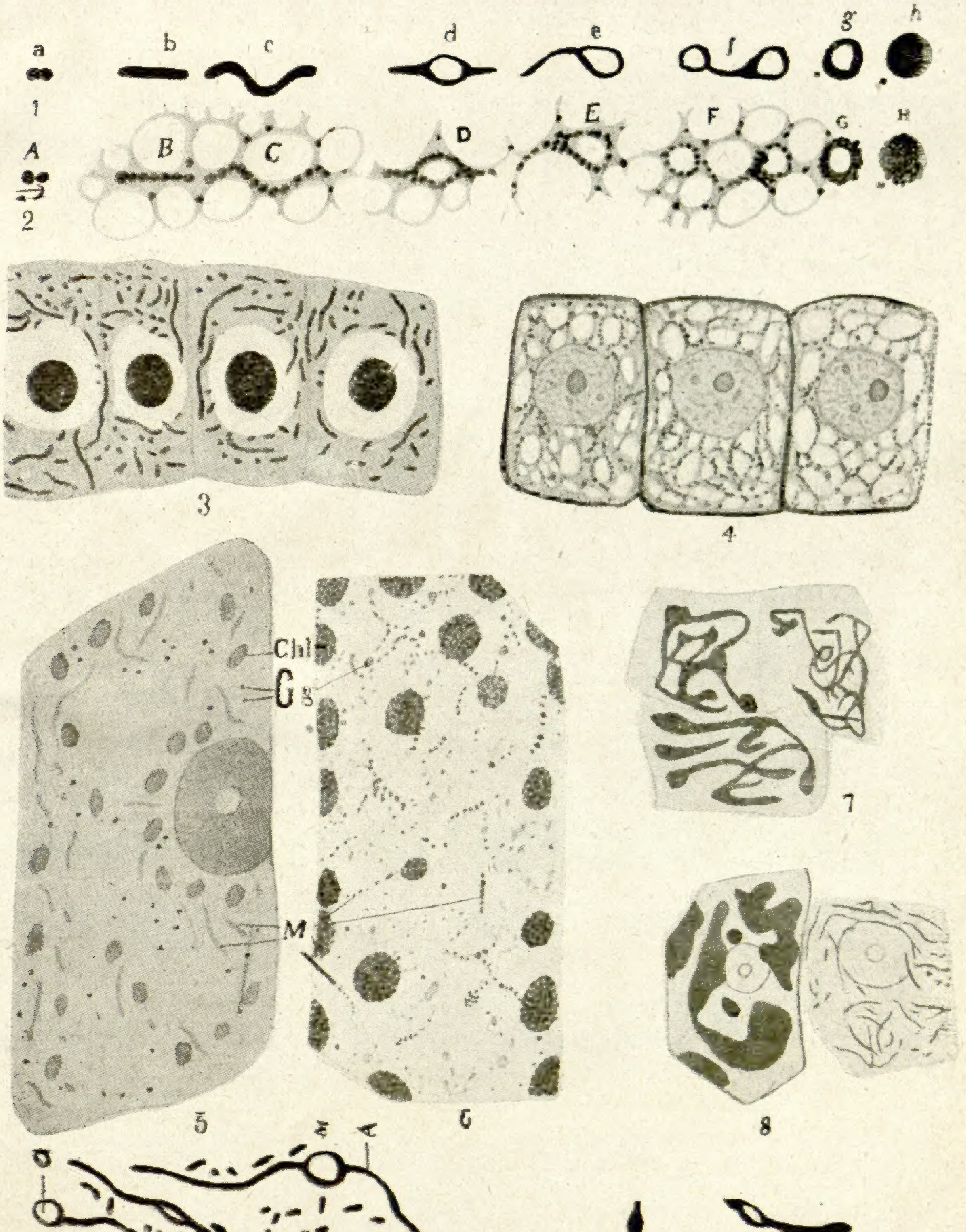
Obaton (Fernand). Sur le nanisme des feuilles des arbres . . . 264

Ricôme (H.). Géotropisme et sensibilité . 399, 442, 489, 538, 589, 660

Sprecher (Andreas). Contribution à l'étude des poils de la fleur et du fruit d'*Eriodendron anfractuosum* DC 81, 156

Surgis (E). Recherches sur les Frankéniacées . . . 409, 450, 499

Nemours.— Imp. André Lesot. *Le Gérant :* Emile Michaudon.


a
b
c
d
e
f
g
h
1
A
B
C
D
E
F
G
H
2
3
4
Chl
Cg
M
5
6
7
8
a
N
A
9
10

Kozlowski, del. Brun, sc.

Chondriosomes